



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

---

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO  
POSGRADO EN FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

## **BIOLOGÍA Y RESPUESTA COMPORTAMENTAL DE *Tamarixia* *triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE *Bactericera* *cockerelli* (HEMIPTERA: TRIOZIDAE) EN JITOMATE Y CHILE**

**Salvador Hernández Moreno**

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

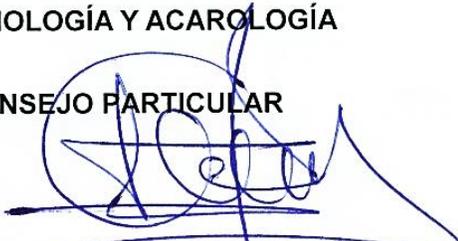
2016

La presente tesis titulada: "**BIOLOGÍA Y RESPUESTA COMPORTAMENTAL DE *Tamarixia triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE *Bactericera cockerelli* (HEMIPTERA: TRIOZIDAE) EN JITOMATE Y CHILE**" realizada por el alumno **Salvador Hernández Moreno**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS  
FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA**

**CONSEJO PARTICULAR**

CONSEJERO:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Alejandro Pérez-Panduro

ASESOR:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Esteban Rodríguez Leyva

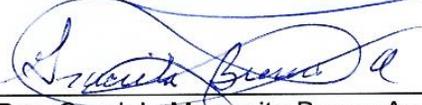
ASESOR:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. J. Refugio Lemelí Flores

ASESOR:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Juan Cibrián Tovar

ASESORA:

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Graciela Margarita Bueno Aguilar

**Montecillo, Texcoco, Estado de México, Junio de 2016.**

**BIOLOGÍA Y RESPUESTA COMPORTAMENTAL DE *Tamarixia triozae*  
(HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE *Bactericera cockerelli*  
(HEMIPTERA: TRIOZIDAE) EN JITOMATE Y CHILE**

Salvador Hernández Moreno, DR.

Colegio de Postgraduados, 2016

**RESUMEN**

En el consenso general se acepta la necesidad de estudiar las interacciones tritróficas, planta-herbívoro-enemigo natural, para comprender mejor cómo suceden estos fenómenos y cómo se podría contribuir a incrementar el parasitismo exitoso dentro de propuestas de control biológico. En este trabajo se utilizó el modelo solanáceas-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* para evaluar el desempeño del parasitoide cuando se reproducía sobre su huésped (*B. cockerelli*) en una planta (planta de origen), y después se ofrecía el huésped en una planta diferente (planta alterna). Primero se compararon los parámetros biológicos de *T. triozae* ante dos plantas (chile y jitomate), y en experimentos diferentes se evaluó la respuesta conductual a volátiles. El parasitismo de las hembras que se originaron en chile fue 3% mayor que las originadas en jitomate. Los parasitoides realizaron más alimentación sobre el huésped sobre plantas de chile (2.4%) que sobre plantas de jitomate. La sobrevivencia y proporción sexual de *T. triozae* fue mayor, 4.3% y 9.8% respectivamente, si su origen fue jitomate. Por último, la longevidad fue 62.8% mayor si su origen fue en chile. En la respuesta conductual del parasitoide, *T. triozae* no manifestó preferencia innata por los volátiles de la planta de donde se originó, ni por los volátiles de la planta con daño respecto al testigo (maceta). Sin embargo, cuando el parasitoide tuvo experiencia sobre plantas con daño por *B. cockerelli* entonces manifestó, claramente, la preferencia por el complejo planta con daño del

herbívoro contra un testigo (maceta), aún si la experiencia ocurrió en una planta de origen o en una planta alterna. En un experimento diferente *T. triozae* debió elegir entre dos fuentes de volátiles (planta de origen vs planta alterna). Cuando la experiencia ocurrió en la planta de origen se presentó una marcada preferencia por la planta de origen contra la planta alterna. No obstante, si la experiencia en planta con daño ocurría en la planta alterna, se inducía respuesta a plantas con daño pero ninguna preferencia por alguna planta en particular (ni la de origen ni la alterna). Estos resultados confirman la importancia de valorar las interacciones tritróficas, y como el efecto de un nivel trófico puede influenciar a otro. Esta contribución puede ser útil para realizar propuestas en la cría de *T. triozae* que podrían mejorar su desempeño como agente de control biológico.

**Palabras clave:** Interacción tritrófica, control biológico, parasitoides, aprendizaje.

**BEHAVIOR BIOLOGY AND RESPONSE OF *Tamarixia triozae* (*Tamarixia triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE *Bactericera cockerelli* (HEMIPTERA: TRIOZIDAE) IN TOMATO AND CHILE**

Salvador Hernández Moreno, DR.

Colegio de Postgraduados, 2016

**ABSTRACT**

In general consensus, it is well known that studying the tritrophic interactions, plant-herbivore- natural enemy, is the best way to understand how these phenomena occur, and how it could help to increase successful parasitism in biological control proposals. In this study, the model: Solanaceae plant-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* was used to evaluate the parasitoid performance when it was developed on its host in a rearing plant (plant of origin) and it has to look for the same host in a different plant (alternative plant). First, the biological parameters in

two host plants (jalapeno pepper and tomato) were compared. After that, using different experiments the behavioral response to volatiles was evaluated. Performance of *T. triozae* was influenced by the plant of origin, *T. triozae* reared on pepper parasitized 3% more nymphs than those reared in tomato. Host feeding on psyllid nymphs was bigger on jalapeno pepper (2.4%) than on tomato. If the origin was tomato then the survival rate and sex ratio of *T. triozae* was higher (4.3% and 9.8% respectively). Finally, longevity was 62.8% higher using jalapeno pepper than tomato. Working on behavior response, the parasitoid did not show innate preference neither by the volatiles of intact plants or volatiles of damage plants (by the psyllid), compared to the control (pot). However, when the parasitoid got experience on damage plants then it showed clearly preference for the complex damage plant-psyllids instead of the control (pot), even so if the experience occurred in the plant of origin or alternative plant. In a different experiment, *T. triozae* had to choose between two sources of volatiles (plant of origin vs alternative plant). If the experience (damaged plant) occurred at the plant of origin a remarkable preference for the plant of origin instead of alternative plant was developed. However, if the experience (damaged plant) occurred on the alternative plant the parasitoid responded to the volatiles of any damage plants (the plant of origin or the alternative plant). The results confirmed the importance of assessing the effect of tritrophic interactions in biological control programs, and how a tritrophic level can influence another one. The results of this study could be useful to propose some change on the rearing system of *T. triozae*; and these changes could increase the effectiveness of this biological control agent.

**Keywords:** Parasitoids, biological control, tritrophic interaction, learning, plant of origin.

## AGRADECIMIENTOS

**Al pueblo de México**, que mediante el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** financió mis estudios de maestría.

**Al Colegio de Postgraduados y al posgrado de Fitosanidad Entomología y Acarología** por la oportunidad brindada.

**Al Dr. Alejandro Pérez Panduro**, por ser mi consejero de investigación, por su ayuda en la redacción de los artículos, por creer en mí y darme su apoyo en mi formación profesional.

**Al Dr. Esteban Rodríguez Leyva**, por su ayuda en mis dudas, el aprecio hacia mi persona y sus oportunos comentarios.

**Al Dr. J. Refugio Lomeli Flores**, por sus valiosos consejos, su apoyo incondicional, y tiempo destinado a mi persona.

**Al Dr. Juan Cibrián Tovar**, por formar parte de mi comité de investigación, sus consejos y el apoyo en el desarrollo de este trabajo.

**A Dra. Graciela Margarita Bueno Aguilar**, por su valiosa ayuda, su gran aprecio, paciencia y dedicación a mi formación en el área de estadística.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	i
ABSTRACT .....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
1.1 Interacción tritrófica.....	1
1.1.1 Primer nivel trófico (plantas) .....	1
1.1.2 Segundo nivel trófico (herbívoros) .....	2
1.1.3 Tercer nivel trófico (enemigos naturales) .....	3
1.2 <i>Bactericera cockerelli</i> plaga de solanáceas .....	4
1.3 <i>Tamarixia triozae</i> parasitoide de <i>B. cockerelli</i> .....	5
1.4 Planteamiento del problema .....	6
1.5 Objetivos .....	7
1.5.1 Objetivo general .....	7
1.5.2. Objetivos específicos .....	7
CAPÍTULO 2. APTITUD BIOLÓGICA DE <i>TAMARIXIA TRIOZAE</i> (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) MEDIADA POR LA PLANTA HOSPEDERA.....	8
2.1 Resumen.....	8
2.2 Abstract .....	9
2.3 INTRODUCCIÓN .....	10
2.4.1. Plantas.....	12
2.4.2. Insectos .....	12
2.4.3. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo .....	13
2.4.4. Análisis estadístico .....	16
2.5. RESULTADOS.....	17
2.5.1. Efectos de la hospedera de trabajo .....	19
2.5.2. Efectos del origen en <i>T. triozae</i> .....	19
2.6. DISCUSIÓN.....	20
CAPÍTULO 3. RESPUESTA CONDUCTUAL DEL PARASITOIDE <i>TAMARIXIA TRIOZAE</i> (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) MEDIADO POR LA HOSPEDERA Y SU EXPERIENCIA .....	22
3.1. Resumen.....	22
3.2. Abstract.....	23
3.3. INTRODUCCIÓN.....	24
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	26
3.4.1. Plantas.....	26
3.4.2. Insectos .....	26
3.4.2.1 Cría de <i>Bactericera cockerelli</i> .....	26

3.4.2.2. Cría de <i>Tamarixia triozae</i> .....	26
3.4.3. Ensayos de olfatometría .....	27
3.4.4. Análisis estadístico.....	31
3.5. RESULTADOS.....	31
3.6. DISCUSIÓN.....	34
4. CONCLUSIONES GENERALES Y SUGERENCIAS .....	37
5. LITERATURA CITADA.....	39

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sistemas experimentales para evaluar el efecto del origen de <i>Tamarixia triozae</i> (A) y de la hospedera de trabajo (B) en el desempeño del parasitoide. ....	14
Figura 2. Esquema del flujo de aire y conexión del olfatómetro en “Y”; a) bomba de aire, b) filtro de Tenax®, c) trampa de agua, d) flujómetro, e) cámara colectora, f) olfatómetro. ....	28
Figura 3. Esquema con las características de las unidades experimentales (hembras de <i>Tamarixia triozae</i> ). ....	30
Figura 4. A) Respuestas de las hembras de <i>Tamarixia triozae</i> nacidas en Chile (sin experiencia) a contrastes de estímulos olfatorios. Testigo: maceta con sustrato, CH: planta de Chile, CH/DAÑO: planta de Chile con daño, J: jitomate, J/DAÑO: planta de jitomate con daño. B) Porcentaje organismo que no respondieron en 300 s. ....	32
Figura 5. A) Respuesta de las hembras de <i>Tamarixia triozae</i> nacidas en Chile con experiencia en plantas con y sin daño. Testigo: maceta, CH: planta de Chile, CH/DAÑO: planta de Chile con daño, J: jitomate; J/DAÑO, planta de jitomate con daño. B) porcentaje de organismo que no respondieron en 300 s. ....	33
Figura 6. A) respuesta de hembras de <i>Tamarixia triozae</i> de origen en Chile o jitomate con experiencia en plantas de origen y plantas alternas con daño. CH/DAÑO: planta de Chile con daño, J/DAÑO: planta de jitomate con daño. B) Porcentaje de organismo que no respondieron en 300 s. ....	34

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo en los indicadores del desempeño de <i>Tamarixia triozae</i> .....	18
Cuadro 2. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo en la longevidad de <i>Tamarixia triozae</i> . ....	18

# CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

## 1.1 Interacción tritrófica

En la naturaleza las interacciones biológicas entre organismos ocurren todo el tiempo a través de cadenas alimenticias y éstas comprenden una extensa red que se extienden en varios niveles tróficos (Rasmy y Elbanhawy 1974; Schmitz 1998; Ohgushi 2005). La interacción de tres niveles tróficos (tritrófico): planta hospedera, insectos herbívoros y sus enemigos naturales es un buen ejemplo de esta complejidad.

Estas interacciones tritróficas ocurren dentro de un ambiente físico y químico espacialmente diverso y dinámico, e incluyen diversas interacciones agresivas y defensivas entre los niveles tróficos (incluyendo factores morfológicos, comportamentales y fisiológicos). Tales interacciones están estrechamente entrelazadas y son altamente interdependientes (De Moraes et al. 2000).

### 1.1.1 Primer nivel trófico (plantas)

Las plantas juegan un papel clave en las interacciones tritróficas, ya que son el micro hábitat para la mayoría de insectos y median las interacciones entre herbívoros y enemigos naturales (Price 2003). Se conoce que las plantas pueden tener efectos directos en los herbívoros y a su vez indirectos en los parasitoides (Ramazan y Heather 2009; Jandricic et al. 2014), básicamente por metabolitos que contiene la planta. Ya que cuando los herbívoros se alimentan de éstas deben estar preparados para el consumo de ciertos fitoquímicos que la planta tiene o produce en su defensa (Elliger et al. 1981; Barbosa et al. 1991). Estos metabolitos también pueden ser secuestrados por los herbívoros y tener efectos sobre los parasitoides o depredadores (Van Haren 1987; Vet y Dicke 1992; Caron et al. 2008). Por ejemplo,

pueden modificar sus parámetros biológicos como el desarrollo (Azimi et al. 2012), la fecundidad, longevidad y mortalidad (Barbosa et al. 1991; Reitz y Trumble 1997).

Por otro lado, las plantas pueden tener efectos directos en ambos niveles tróficos (herbívoros y parasitoides) fundamentalmente por la liberación de infoquímicos (volátiles) producidos por la planta, interviniendo en la localización y aceptación del alimento, huéspedes y presas (Vet y Dicke 1992; Rose et al. 1996; Alborn et al. 1997; Pare y Tumlinson 1997; Gingras et al. 2002). Estos volátiles pueden beneficiar tanto a la planta que los produce como a los enemigos naturales, volátiles denominados “sinomonas”, y son altamente detectables y fiables para el enemigo natural. Este tipo de compuestos químicos inducidos son importantes en el control biológico ya que evitan que los enemigos naturales pierdan tiempo y energía buscando a un huésped o presa incorrecto (Vinson 1976).

### **1.1.2 Segundo nivel trófico (herbívoros)**

Los herbívoros pasan por una serie de pasos para la localización del hábitat y su alimento (planta hospedera), y están sujetos a contender con diferentes adversidades, como el estado de desarrollo de la planta y distinguir entre una planta hospedera y una no hospedera (Panda y Khush 1995; Schoonhoven et al. 2005). Para ello los herbívoros usan los diferentes estímulos químicos y físicos provenientes de la planta (Bernays y Chapman 2007); especialmente volátiles como terpenos y volátiles que son emitidos por hojas, frutos, flores y raíces.

Los herbívoros también producen sustancias químicas que les sirven en su comunicación con otros insectos de su misma especie (feromonas), para colonizar una planta, alimentarse, aparearse e incluso como defensa de enemigos naturales (Hochberg et al. 2003). Sin embargo, en algunos casos estas feromonas junto con

otras sustancias que son liberadas por excretas, productos fisiológicos y escamas (Salerno et al. 2013; Badii et al. 2010), son utilizadas por un tercer nivel trófico como parasitoides o depredadores para ubicar de manera específica a su presa o huésped. Estas sustancias son muy confiables para el agente de control ya que tiene una relación estrecha con el herbívoro, pero son pocos volátiles y son liberadas en poca cantidad (Eller et al. 1992; Felipe-Silvestre et al. 2005; Salerno et al. 2013).

### **1.1.3 Tercer nivel trófico (enemigos naturales)**

Los enemigos naturales son clave en el manejo y control de plagas, su éxito como agentes de control biológico se debe en gran medida a la facilidad que tengan para la localización del huésped o presa. Para lograrlo utilizan la comunicación química (Vet y Dick 1992; Poelman et al. 2008). En la mayoría de los casos se trata de sustancias químicas como infoquímicos (feromonas y aleloquímicos) que ayudan al enemigo natural a localizar el hábitat (planta hospedera) y su presa (Dicke y Sabelis 1989; Meiners y Hilker 2000).

Los infoquímicos utilizados por los enemigos naturales generalmente son producidos por las plantas al ser atacadas por el fitófago (volátiles inducidos), o bien compuestos químicos producidos por el propio herbívoro que pueden funcionar como kairomas para algunos parasitoides (Thumlinson et al. 1993; Wegener et al. 2001; Felipe-Silvestre et al. 2005).

Los parasitoides han desarrollado mecanismos que les permiten detectar y orientarse hacia sus huéspedes desde una cierta distancia. Para ello utilizan estímulos provenientes de la planta, mejorando así su capacidad de búsqueda, lo cual es un atributo importante que les permite sobrevivir en bajas densidades de su

huésped (Huffaker et al. 1977; Thumlinson et al. 1993).

Los parasitoides pueden tener una gran influencia por su planta de origen (donde fueron criados), ya que desde su nacimiento pueden presentar una conducta innata para reconocer los estímulos de la planta que los albergó como inmaduros (Weseloh 1986; Wanjberg 1989; Prevost et al. 1990). Este mecanismo innato es el primero que entra en operación para localizar la planta que los albergó (Gutiérrez-Ibáñez et al. 2007; Giunti et al. 2015), y puede ser el responsable que algunos parasitoides sean más eficientes en encontrar o aceptar a sus huéspedes sobre la misma planta (Badii et al. 2010).

## **1.2 *Bactericera cockerelli* plaga de solanáceas**

*Bactericera cockerelli* Sulc (Hemiptera: Triozidae), conocido también como pulgón saltador, psílido de la papa o salerillo (Pletsch 1947; Garzón-Tiznado 1984), es una de las principales limitantes para cultivos de solanáceas en México y algunos lugares de EE.UU., debido a su alta capacidad reproductiva, amplia distribución geográfica, gran variedad de hospedantes silvestres y cultivadas; así como a su capacidad de transmitir fitopatógenos (Bujanos et al. 2005; Liu et al. 2006). Sus principales hospederos son especies de solanáceas, principalmente chile, jitomate, tomate y papa (Almeyda-León et al. 2008).

Los daños de *B. cockerelli* pueden ser directos e indirectos. Los primeros ocurren porque al alimentarse inyectan una toxina que provoca amarillamiento de las hojas y disminuye la capacidad fotosintética. Los daños indirectos se deben a su capacidad de transmitir fitopatógenos en plantas de chile, *Capsicum annuum* L.; jitomate, *Solanum lycopersicum* L.; tomate *Physalis ixocarpa* Brot y papa, *Solanum tuberosum* L. (Leyva-López et al. 2002; Munyaneza et al. 2007; Santos-Cervantes

et al. 2007; Garzón-Tiznado et al. 2009). La importancia de esta plaga se puede ejemplificar con los siguientes datos. En el estado de Guanajuato, durante 1990, el complejo de *B. cockerelli*-fitopatógenos redujo 60% de la producción de jitomate y, en años subsecuentes, la superficie cultivada con esa planta disminuyó casi 85% (Garzón-Tiznado 2003).

En el control del psílido las medidas culturales son de las principales herramientas recomendadas para tratar de prevenir la presencia y daños por este insecto. No obstante, debido a su importancia como vector de fitopatógenos y al impacto sobre la producción, particularmente en papa y jitomate, se recurre al uso de insecticidas (Trumble 1990; Liu y Trumble 2006Liu y Trumble 2006; Luna-Cruz et al. 2015).

Debido a la complejidad en el manejo de este psílido, y que las aplicaciones frecuentes de insecticidas no resuelven el problema pero incrementan costos, riesgos y no serán ni sostenibles ni ambientalmente aceptables, se ha propuesto integrar algún enemigo natural al manejo de dicha plaga. Entre los enemigos naturales de *B. cockerelli* que se han caracterizado recientemente se puede citar al parasitoide *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) (Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015) y al depredador generalista *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae) (Calvo et al. 2016), ambos con características relevantes para considerarse como potenciales agentes de control biológico (Rojas et al. 2015; Calvo et al. 2016).

### **1.3 *Tamarixia triozae* parasitoide de *B. cockerelli***

Entre las ocho especies de enemigos naturales conocidos de *B. cockerelli*, se tiene registrados 3 hongos entomopatógenos y cinco insectos (Rojas et al. 2015),

*Tamarixia triozae* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) es el que más se ha estudiado en la regulación poblacional del psílido (Compere 1943; Pletsch 1947). *T. triozae* es un ectoparasitoide arrenotoco de ninfas de cuarto ínstar del psílido que presenta alimentación sobre el huésped (Rojas et al. 2015). Este parasitoide se encuentra distribuido en Estados Unidos de Norteamérica (La Salle 1993) y México (Lomeli-Flores y Bueno 2002).

*T. triozae* es un agente de control especialista del psílido, característica relevante en programas de control biológico (Van Driesche et al. 2007) y su capacidad intrínseca de incremento es casi dos veces la de *B. cockerelli* (Rojas et al. 2015). Este parasitoide tiene la capacidad de ovipositar o alimentarse del psílido y prefiere el cuarto ínstar, pero se puede alimentar también del tercero y en menor proporción parasitar el quinto (Johnson 1971; Yang et al. 2015; Ramírez-Ahuja et al. 2016).

#### **1.4 Planteamiento del problema**

Aunque en aún no en escala industrial *T. triozae* se cría comercialmente, al menos por dos empresas en México, en *B. cockerelli* sobre plantas de jitomate, y experimentalmente se ha liberado para el control de esta plaga en jitomate o chile (E. Rodríguez-Leyva, comunicación personal). En la práctica se ha liberado a *T. triozae* que proviene de plantas de jitomate para combatir al psílido que se encuentra en plantas de chile. Esta situación es un problema real, y representa un modelo interesante para conocer si esos cambios entre plantas hospederas del herbívoro pueden alterar el desempeño biológico del parasitoide de interés.

De acuerdo con la información disponible, los atributos biológicos y comportamentales de un enemigo natural pueden estar influenciados por la planta

donde se desarrolla su huésped o presa. Esta situación se debe entender y considerar en el manejo de enemigos naturales que se utilicen en programas de control biológico. Una vez conociendo el fenómeno, y de ser el caso, quizá podrían ajustarse algunos procedimientos en la cría de estos enemigos naturales para favorecer su desempeño biológico en las plagas y plantas de interés. Para contribuir al entendimiento de este fenómeno se desarrolló este trabajo. En él se usó un modelo tritrófico que incluyó plantas de jitomate o chile donde se desarrolló el psílido de la papa, también se desarrolló el parasitoide (*T. triozae*) y se hicieron estimaciones del desempeño de este enemigo natural; los objetivos del trabajo fueron los siguientes.

## **1.5 Objetivos**

### **1.5.1 Objetivo general**

Evaluar el impacto de la planta hospedera en los parámetros biológicos y respuesta comportamental de *T. triozae* sobre *B. cockerelli*.

### **1.5.2. Objetivos específicos**

Evaluar la influencia de la planta de origen y la planta de trabajo sobre indicadores del desempeño de *T. triozae*. Entre estos la proporción de ninfas parasitadas, alimentación sobre el huésped, sobrevivencia, proporción sexual y la longevidad.

Evaluar la influencia de la planta hospedera en la respuesta de hembras de *T. triozae* a los volátiles del complejo planta-herbívoro provenientes de plantas con y sin daño del herbívoro, también la relación con la experiencia previa de las hembras.

## CAPÍTULO 2. APTITUD BIOLÓGICA DE *TAMARIXIA TRIOZAE* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) MEDIADA POR LA PLANTA HOSPEDERA

### 2.1 Resumen

Las plantas hospederas median las interacciones entre fitófagos y enemigos naturales, y su estudio es conveniente desde la perspectiva tritrófica. En el presente estudio se utilizó el modelo solanáceas-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* para evaluar la influencia del origen de *T. triozae* y de la hospedera de trabajo sobre indicadores de su desempeño como la proporción de ninfas parasitadas y depredadas, la sobrevivencia, la proporción sexual y la longevidad. Las hospederas chile (*Capsicum annuum* L. variedad "real") y jitomate (*Solanum lycopersicum* L. variedad "Río grande"), fueron usadas de dos maneras en los experimentos: como origen de las hembras de *T. triozae* y como hospedera de trabajo. Las hembras de origen en plantas de chile parasitaron 3% más que las originadas en jitomate. La alimentación sobre el huésped no fue influida por el origen, pero sí por la hospedera de trabajo: *T. triozae* consumió 2.4% más huéspedes en chile que en jitomate. Como origen, jitomate indujo 4.3% más en la sobrevivencia y 9.8% más hembras que chile. Como hospedera de trabajo el jitomate incrementó la sobrevivencia en al menos 6.6% y, la proporción de hembras en la descendencia en al menos 15.7%. El chile favoreció la longevidad tanto en el papel de origen como en el de hospedera de trabajo (62.8% y 3.8%, respectivamente). La experimentación con dos orígenes de *T. triozae* permitió contrastar su influencia en el desempeño del parasitoide y analizar los efectos de la hospedera de trabajo en dos sentidos. Este análisis tritrófico parece adecuado para identificar la hospedera más conveniente para la cría de enemigos naturales en sistemas donde existen varias hospederas, así como conocer su potencial contra la plaga en diferentes cultivos.

**Palabras clave:** tritrófico, control biológico, parasitoide, planta hospedera.

## 2.2 Abstract

Host plants mediate the interactions between herbivores and natural enemies, which makes convenient studying them since a tritrophic perspective. In this study, the model: solanaceae-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* was used to evaluate the effect of the parasitoid origin and the effect of the work host plant on indicators of *T. triozae* performance: the proportion of nymphs parasitized, host feeding, emergence, sexual proportion, and their longevity. Host plants of jalapeno pepper (*Capsicum annuum* L. variedad "real") and tomato (*Solanum lycopersicum* L. variedad "Rio grande"), were used in two ways in these experiments: in one way as *T. triozae* origin (origin host plant), and in the other, as host plant of work. Parasitism of *T. triozae* was influenced by the origin host plant, but not by the work host plant. Females born in jalapeno pepper parasitized 3% more nymphs than those born in tomato. Host feeding was not influenced by the host plant of origin, but whether by work host plant. Emergency proportion and female proportion were influenced by the host plant of origin and by the work host plant. As origin, tomato induced 4.3% more emergency and 9.8% more females than jalapeno pepper. As work host plant, tomato increased emergence more than 6.6% and female proportion by more than 15.7%. Jalapeno pepper favored longevity both as origin or as work host plant (62.8% and 3.8%, respectively). Experimenting with two origins of *T. triozae* allowed to contrast their influence on the parasitoid performance, as well as to analyze the work host plant effects at two ways (from jalapeno pepper to tomato and viceversa). Tritrophic analysis of host plant-host-parasitoid interactions looks appropriate to identify the more convenient host plant for mass rearing parasitoids in systems with several host plants, as well as for studying the parasitoids potential against the pest on different crops.

**Keywords:** tritrophic, parasitoids, biological control, host plant.

## 2.3 INTRODUCCIÓN

Las interacciones biológicas en ambientes naturales ocurren a través de cadenas alimenticias y redes tróficas (Schmitz 1998; Ohgushi 2005). En el estudio de estas interacciones comúnmente se consideran sólo dos niveles tróficos, los cuales se asumen independientes del resto del ambiente (Verkerk 2004; Rodríguez-Saona 2010). Por ejemplo, en el control biológico se estudia la interacción herbívoro-enemigo natural, pero esas interacciones son más complejas e involucran más de dos niveles tróficos (Price et al. 1980; Turlings y Benrey, 2001; Gingras et al. 2002; Dicke et al. 2009). Estudiar este tipo de relaciones desde una perspectiva tritrófica (planta-herbívoro-enemigo natural) contribuye a una apreciación más integral de los mecanismos del fenómeno (Tscharntke y Bradford 2002; Rodríguez-Saona 2010). Por ejemplo, las plantas pueden tener efectos directos e indirectos sobre la eficiencia de los parasitoides para localizar y/o aceptar a sus huéspedes (Rose et al. 1996; Alborn et al. 1997; Pare y Tumlinson 1997; Gingras et al. 2002), o efectos indirectos sobre su desarrollo (Azimi et al. 2012), fecundidad, longevidad y mortalidad (Caron et al. 2008; Barbosa et al. 1991; Reitz y Trumble 1997) e, incluso, sobre la disponibilidad y abundancia del huésped (Ramazan y Heather 2009; Jandricic et al. 2014).

La comprensión de las interacciones tritróficas es relevante para el control biológico en sistemas donde los enemigos naturales actúan sobre la plaga en diferentes hospederas, porque algunas hospederas podrían reducir, mientras que otras podrían aumentar, el desempeño del agente de control biológico (Badii et al. 2010; Bottrell et al. 1998). Por ejemplo, la depredación de *Tetranychus cinnabarinus* Dufour por *Phytoseius plumifer* Canestrini y Fanzago fue favorecida en la hospedera

*Ficus carica* Linneo por su abundante pubescencia, pero esta depredación fue menor en *Citrus aurantium* Linneo por la ausencia de pubescencia (Rasmy y Elbanhawy 1974).

En solanáceas cultivadas como chile, jitomate y papa, el psílido de la papa, *Bactericera cockerelli* Sulc (Hemiptera: Triozidae), y los fitopatógenos que transmite, pueden reducir hasta 50% del potencial productivo de estas plantas (Garzón-Tiznado 2003; Liu y Trumble 2006), por lo que se está evaluando el potencial de enemigos naturales nativos como *Tamarixia triozae* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) (parasitoide especialista y sinovigénico) y el mírido depredador (*Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae) para su integración en programas de Manejo Integrado de Plagas (Rojas et al. 2015; Calvo et al. 2016).

De *Tamarixia triozae* se conoce su actividad parasítica, su ciclo biológico, potencial reproductivo y preferencia alimenticia (Jensen 1957; Lomeli-Flores y Bueno 2002; Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015; Yang et al. 2015) y también se ha estudiado la interacción parasitoide-entomopatógenos (Tamayo-Mejía et al. 2016), así como su susceptibilidad a insecticidas (Liu et al. 2012; Luna-Cruz et al. 2011, 2015).

A pesar de esos esfuerzos, la información sobre las interacciones tritróficas en el modelo solanáceas-*B. cockerelli*-*T. triozae* sigue incompleta porque no se conoce aún la influencia de la hospedera de origen (la planta donde es criado al parasitoide) sobre su desempeño, ni la influencia de las distintas plantas en las que se le puede usar (hospederas de trabajo). Dado que usualmente se le cría en jitomate y se pretende usar para controlar a la plaga en cualquiera de las otras hospederas: chile, papa o tomate de cáscara, resulta de interés conocer la influencia

de las hospederas en ambas funciones (la de origen y la de trabajo) sobre el desempeño del parasitoide.

Esta información contribuirá a entender mejor las interacciones tritróficas y, al mismo tiempo, a optimizar el control de la plaga aprovechando las influencias positivas sobre el desempeño del parasitoide. Por esta razón, el objetivo de este trabajo fue evaluar la influencia de la planta de origen y la planta de trabajo sobre indicadores del desempeño de *T. triozae*. Entre estos la proporción de ninfas parasitadas, alimentación sobre el huésped, sobrevivencia, proporción sexual y la longevidad.

## **2.4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.4.1. Plantas**

Se usaron plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L. variedad "Rio grande") y de chile jalapeño (*Capsicum annuum* L. variedad "real") plantadas en macetas (4 litros) con sustrato de peat moss (Growin mix, Canadá) y tezontle en proporción 1:2. Las cuales se fertirrigaron cada tercer día con la solución nutritiva de Steiner (1961). Las plantas se confinaron en jaulas de 2.5x1.0x0.7m para evitar su colonización por insectos. También se evitó el uso de insecticidas y fungicidas para evitar su influencia en los ensayos.

### **2.4.2. Insectos**

Se hicieron crías de *Bactericera cockerelli* y *Tamarixia triozae* a partir de insectos obtenidos de crías previas mantenidas en el Colegio de Postgraduados, en Texcoco, Estado de México desde el 2010.

Una cría de cada especie se hizo sobre jitomate y la otra sobre chile. Cada una de las cuatro crías resultantes se alojó en un invernadero distinto y separado de los demás. Los lotes de plantas con distintas etapas del psílido estuvieron

confinados en jaulas de acrílico (90x90x95 cm) con ventanas de tela de organza. En todos los casos se siguió la metodología descrita por Rojas et al. (2015). Tanto las crías del psílido como las del parasitoide se dejaron adaptar por más de 10 generaciones en su respectiva hospedera antes de iniciar los experimentos.

Las crías del parasitoide se realizaron sobre ninfas de 4to ínstar de *B. cockerelli* y, cuando los nuevos parasitoides puparon, se cortaron las hojas donde estaban adheridos y se les confinó en jaulas de 50x50x35 cm hasta su emergencia. En esta jaula se les ofreció miel (aprox. 200 µl) cada tercer día, dispuesta en líneas de gotas finas realizadas con la aguja de una jeringa sobre las paredes de las jaulas.

#### **2.4.3. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo**

Para analizar la influencia de los factores origen y hospedera de trabajo sobre indicadores del desempeño de *T. triozae* se utilizaron arenas de observación (recipientes plásticos, cilíndricos y transparentes de 5.5 cm de diámetro x 11 cm de alto). En cada arena se introdujo a una hembra de *T. triozae* de menos de 24 h de edad con un macho y se le ofreció un lote de 24 ninfas de *B. cockerelli* de 4<sup>to</sup> ínstar cada 24 h durante 20 d [periodo más activo del parasitoide (Rojas et al. 2015)]. Las ninfas para cada lote fueron tomadas de la cría correspondiente al tratamiento y colocadas, con la ayuda de un pincel fino, sobre una hoja limpia de la misma hospedera (tomada de otra planta sin insectos). El peciolo de cada hoja con ninfas fue insertado en un vial con agua para mantener su turgencia.

Los tratamientos fueron plantas de chile y jitomate las cuales se usaron de dos maneras: una vez como origen de las hembras de *T. triozae* (hospedera donde fue criado el parasitoide) y la otra como hospedera de trabajo (planta en la que se observó su desempeño). De este modo, se configuraron cuatro tratamientos: 1)

hembras criadas en chile y observadas en chile; 2) hembras criadas en chile y observadas en jitomate, 3) hembras criadas en jitomate y observadas en chile y; 4) hembras criadas en jitomate y observadas en jitomate (figura. 1). Los tratamientos uno y dos conformaron un sistema (chile-jitomate) donde las hembras de *T. triozae* tuvieron un mismo origen (chile) y dos escenarios para observar su desempeño: una hospedera alterna (jitomate), que implicaba el cambio de hospedera y, un testigo (chile). Lo mismo ocurrió con los tratamientos tres y cuatro (sistema jitomate-chile), donde el origen fue jitomate y los escenarios de observación son chile (la hospedera alterna) y jitomate (testigo) (figura 1).

Con esos tratamientos se evaluó la influencia del origen del parasitoide a través de contrastar el desempeño de las hembras de *T. triozae* criadas en chile con el de las criadas en jitomate (figura 1, A); así mismo, se evaluó la influencia de la hospedera de trabajo contrastando los tratamientos uno con el dos, así como el tres con el cuatro (figura 1, B).

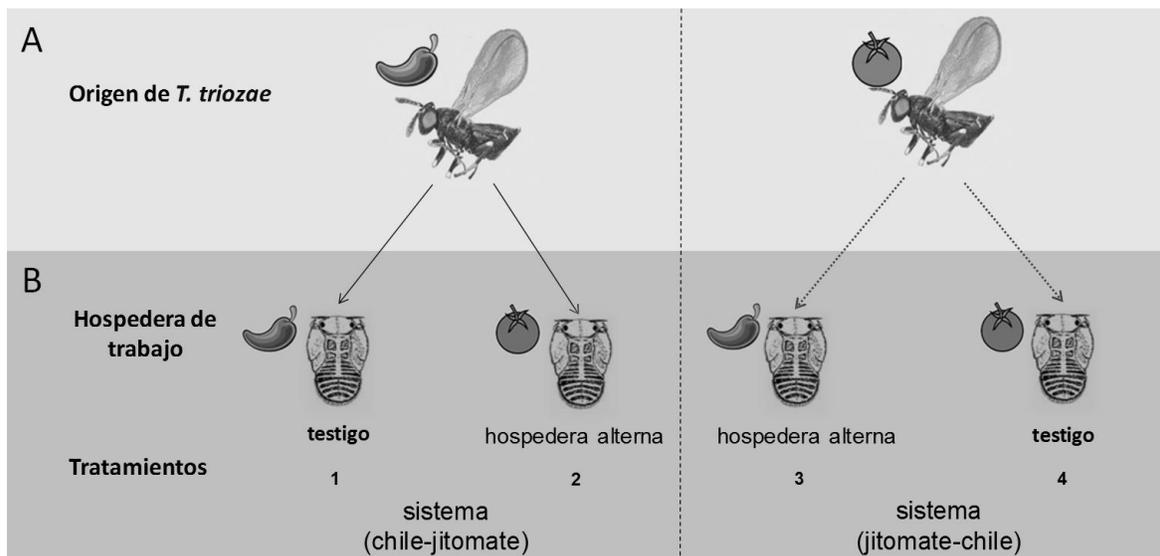


Figura 1. Sistemas experimentales para evaluar el efecto del origen de *Tamarix triozae* (A) y de la hospedera de trabajo (B) en el desempeño del parasitoide.

Las variables medidas fueron la proporción de ninfas parasitadas (ninfas con

huevo de *T. triozae*/total de ninfas ofrecidas); la proporción de ninfas donde se observó alimentación del parasitoide (depredadas: ninfas consumidas/total de ninfas ofrecidas); la proporción de sobrevivencia (huevos del parasitoide que llegaron a ser adulto /ninfas parasitadas); proporción sexual en la descendencia (hembras emergidas/total de adultos emergidos); así también se evaluó la longevidad de las hembras en la descendencia. Los experimentos se realizaron en un ambiente con  $25 \pm 5^{\circ}\text{C}$ , 70-80% H.R. y fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad.

El parasitismo y la depredación por las hembras de *T. triozae* sobre las ninfas del psílido fue evaluado cada 24 h, recién retiradas las ninfas de las arenas de observación. Cada ninfa fue revisada bajo microscopio estereoscópico. Las ninfas parasitadas se mantuvieron sobre las hojas que las alimentaban para que los parasitoides (F1) completaran su desarrollo. Cuando esas hojas se deshidrataron, las ninfas fueron transferidas a otras nuevas usando un pincel de cerdas finas.

Para cuantificar la emergencia de los parasitoides de la F1, las ninfas parasitadas antes mencionadas, fueron individualizadas en viales de cristal de 15 cm de largo y 1 cm diámetro hasta su emergencia.

Estos ensayos se iniciaron con 36 hembras por cada tratamiento, pero a los siete días se eliminaron las que no habían parasitado ni consumido presas. Luego, para el análisis de datos, se usaron solo las observaciones de las 15 hembras que parasitaron primero y que completaron los 20 días de observación.

Para evaluar la proporción sexual y la longevidad se produjeron cohortes *ex profeso* de parasitoides (F1) a través de exponer conjuntos de 200 ninfas de 4<sup>to</sup> ínstar (colocadas en plantas de chile o jitomate, según los tratamientos antes descritos) a grupos de 16 hembras de *T. triozae* de tres días de edad, previamente

apareadas y alimentadas con miel. Las pupas obtenidas de este material fueron individualizadas en viales de cristal de 15 cm de largo y 1 cm diámetro. Los individuos emergidos en estas cohortes fueron sexados bajo el microscopio identificando a las hembras por su clava bien desarrollada y, a los machos, por la abundancia de zetas a lo largo de sus antenas. En total se generaron cuatro cohortes, cada una en una generación distinta del parasitoide.

La longevidad se evaluó cada 24 horas, a cuatro grupos de 50 hembras obtenidas de las cohortes de parasitoides F1 del experimento anterior. A cada hembra se le proporcionaron dos a tres gotas de miel de aproximadamente 3  $\mu$ l c/u, dos veces por semana, hasta su muerte.

#### **2.4.4. Análisis estadístico**

La influencia de la hospedera de trabajo en los sistemas chile-jitomate y jitomate-chile sobre la proporción de ninfas parasitadas, la proporción de ninfas usadas como alimento, la proporción de parasitoides emergidos y la proporción sexual fueron comparadas entre tratamientos mediante la Prueba de Proporciones. La influencia de la hospedera de trabajo en la longevidad de las hembras de cada sistema se analizó mediante una Prueba de  $t$  para dos medias independientes.

Se hizo un segundo análisis para evaluar la influencia de la hospedera de origen (chile y jitomate) sobre esos mismos indicadores, usando nuevamente la Prueba de Proporciones para los cuatro primeros indicadores y, la influencia del origen en la longevidad se comparó mediante una Prueba de  $t$  para dos medias independientes. Todos los análisis fueron hechos con Statistix versión 8.1, 2006. En todos los casos se fijó un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$ .

## 2.5. RESULTADOS

En el modelo de estudio: solanáceas-*B. cockerelli*-*T. triozae*, la hospedera de trabajo influyó a todos los indicadores biológicos, excepto al parasitismo; mientras que el origen influyó a todos, excepto a la depredación sobre el huésped.

Cuadro 1. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo en los indicadores del desempeño de *Tamarixia triozae*.

Tratamientos	Parasitismo		Depredación		Sobrevivencia		Proporción sexual	
	n1*	proporción de ninfas parasitadas	n1*	proporción de ninfas depredadas	n2*	proporción de huevos que llegaron a adultos	n3*	proporción de hembras emergidas
<b>H O S P E D E R A D E T R A B A J O</b>								
chile/chile	7200	0.189	7200	0.215	1363	0.680	548	0.396
		<b>P=0.421</b>		<b>P&lt;0.001</b>		<b>P&lt;0.001</b>		<b>P&lt;0.001</b>
chile/jitomate	7200	0.194	7200	0.184	1401	0.746	725	0.553
jitomate/jitomate	7200	0.159	7200	0.182	1145	0.804	642	0.612
		<b>P=0.319</b>		<b>P=0.007</b>		<b>P&lt;0.001</b>		<b>P=0.010</b>
jitomate/chile	7200	0.165	7200	0.200	1189	0.711	294	0.5204
<b>O R I G E N</b>								
Chile	14400	0.191	14400	0.200	2764	0.713	1273	0.485
		<b>P&lt;0.001</b>		<b>P=0.063</b>		<b>P&lt;0.005</b>		<b>P&lt;0.001</b>
Jitomate	14400	0.162	14400	0.191	2334	0.757	963	0.583

\*n1= número de psílicos ofrecidos; n2= número de psílicos parasitados; n3= número de parasitoides emergidos.

Cuadro 2. Influencia del origen y de la hospedera de trabajo en la longevidad de *Tamarixia triozae*.

Tratamientos	Longevidad	
	d ±(ES)*	
<b>HOSPEDERA DE TRABAJO</b>		
chile/chile	60.35±0.8	<i>t</i> =3.08; p=0.002
chile/jitomate	56.46±0.9	
jitomate/jitomate	35.77±0.8	<i>t</i> = -0.17; p=0.867
jitomate/chile	35.975±0.9	
<b>ORIGEN</b>		
Chile	58.41±0.63	
Jitomate	35.87±0.61	<i>t</i> =25.46; p<0.001

### **2.5.1. Efectos de la hospedera de trabajo**

El parasitismo no fue afectado por la hospedera de trabajo en ninguno de los dos sistemas: chile-jitomate ( $p=0.421$ ) y jitomate-chile ( $p=0.319$ ) (cuadro 1). Por el otro lado, la depredación del parasitoide sobre las ninfas del huésped fue influida en ambos sistemas: en el sistema chile-jitomate se redujo en comparación con su testigo chile-chile ( $p<0.001$ ), mientras que en el sistema jitomate-chile se aumentó ( $p=0.007$ ) (cuadro 1). La sobrevivencia también fue influida por la hospedera de trabajo en los dos sistemas: aumentó en el sistema chile-jitomate ( $p<0.001$ ) y disminuyó en el sistema jitomate-chile ( $p<0.001$ ) ambos comparados con su testigo (cuadro 1). La proporción sexual fue favorecida por la hospedera de trabajo en el sistema chile-jitomate ( $p<0.001$ ) y afectada en el sistema jitomate-chile ( $p=0.010$ ) (cuadro 1). La longevidad de las hembras de la F1 se redujo por influencia de la hospedera de trabajo (jitomate) en el sistema chile-jitomate ( $p=0.002$ ), mientras que en el sistema jitomate-chile no fue afectada ( $p=0.876$ ) (cuadro 2).

### **2.5.2. Efectos del origen en *T. triozae***

El parasitismo de *T. triozae* criada en chile fue mayor que el de las hembras criadas en jitomate ( $p<0.001$ ). La depredación no fue influenciada por el origen de *T. triozae* ( $p=0.063$ ). La sobrevivencia fue mayor en la descendencia de hembras originadas en jitomate que en la de hembras originadas en chile ( $p<0.005$ ) (cuadro 1). La proporción sexual fue mayor en la descendencia de hembras originadas en jitomate que en las de chile ( $p<0.001$ ) (cuadro 1), pero la longevidad fue mayor en la descendencia de los parasitoides nacidos en chile, que en los de jitomate ( $p<0.001$ ) (cuadro 2).

## 2.6. DISCUSIÓN

El parasitismo de *T. triozae* fue influenciado solo por el factor origen pero no por el factor hospedera de trabajo: las hembras originadas en Chile parasitaron 3% más que las de jitomate. Mientras que la depredación fue influenciada solo por la hospedera de trabajo pero no por el origen: *T. triozae* consumió 2.4% más huéspedes en Chile que en jitomate. Ambos indicadores fueron favorecidos por la hospedera Chile, aunque a través de factores distintos: al parasitismo, lo favoreció como origen y a la depredación, como hospedera de trabajo.

El Chile, como origen de los parasitoides, les induce mayor capacidad innata para parasitar que el jitomate; mientras que como hospedera de trabajo, parece facilitarles el acceso a sus huéspedes por la carencia de tricomas, los cuales han sido identificados como obstáculos en otros sistemas (Qiu et al. 2005). Puntualmente, Urbaneja et al. (2007) lo determinó para el parasitoide *Eretmocerus mundus* Mercet en estas mismas hospederas. Sin embargo, la pubescencia también puede operar en sentido contrario, como en el caso de la depredación *T. cinnabarinus* por *P. plumifer* (Rasmy y Elbanhawy, 1974). Esta ambivalencia de un mismo carácter de las hospederas muestra que su influencia sobre el tercer nivel trófico es especie-específico, como lo documenta McAuslane et al. (1995).

La sobrevivencia y proporción sexual de la F1 fue influida tanto por el origen como por la hospedera de trabajo y, en ambos factores, el jitomate fue ventajoso sobre Chile. Como origen, el jitomate indujo mayor sobrevivencia (4.3%) y produjo más hembras (9.8%) que Chile; mientras que como hospedera de trabajo, el jitomate incrementó la sobrevivencia (6.6%) y la proporción de hembras (15.7%). La influencia del origen en estos dos indicadores implica un efecto transgeneracional

porque no se manifiesta en los individuos que recibieron el estímulo (los progenitores) sino en su F1. Sobre este mecanismo no encontramos antecedentes puntuales en la bibliografía. Por su parte, la influencia del jitomate como hospedera de trabajo en ambos indicadores, podrían deberse a la nutrición, la cual razonablemente sería distinta en ambas hospederas, a pesar de que la fertilización fue igual para las dos.

La longevidad de las hembras de la F1 fue influida por los dos factores: en el origen, se observó que chile indujo 62.8% mayor longevidad y, en el factor hospedera de trabajo, solo hubo influencia en el sistema chile-jitomate, donde el jitomate redujo la longevidad en 6.4%, implicando que el cambio de hospedera perjudicó la longevidad de la descendencia, cuando los progenitores proceden de chile, pero no cuando proceden de jitomate. Esta menor longevidad en la descendencia de *T. triozae* en jitomate puede estar relacionada con la  $\alpha$ -tomatina presente en esta planta (Kennedy 2003), ya que afecta directamente el desarrollo y sobrevivencia de los fitófagos (Elliger et al. 1981; Bloem et al. 1989) e, indirectamente, a sus parasitoides (Campbell y Duffey 1981).

La experimentación con orígenes diferentes (chile y jitomate) de *T. triozae* permitió evaluar la influencia de la hospedera de origen así como analizar los efectos de la hospedera de trabajo en dos sentidos: de chile a jitomate y de jitomate a chile, en vez de solo en un sentido, como parece haberse hecho hasta ahora. Analizar las interacciones tritróficas de esta manera parece adecuado para identificar las opciones más convenientes para la cría (hospedera de origen) de enemigos naturales en sistemas donde existen diferentes plantas hospederas, así como conocer su potencial contra la plaga en diferentes cultivos.

### **CAPÍTULO 3. RESPUESTA CONDUCTUAL DEL PARASITOIDE *TAMARIXIA TRIOZAE* (HYMENOPERA: EULOPHIDAE) MEDIADO POR LA HOSPEDERA Y SU EXPERIENCIA**

#### **3.1. Resumen**

Los parasitoides de herbívoros oligófagos tienen que encontrar a estos en especies de plantas distintas a la que los hospedó como inmaduros. Esto puede modificar su eficiencia de búsqueda ya que la conducta innata los conduce a buscar los volátiles del complejo planta-herbívoro donde se desarrolló. En el presente estudio se utilizó el modelo solanáceas-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* para evaluar la influencia de la planta, el daño del herbívoro y la experiencia previa de *T. triozae* en su respuesta a los volátiles del complejo planta-herbívoro. Para ello se evaluó la respuesta de atracción de diversos estímulos mediante un olfatómetro en "Y". Los resultados muestran que este parasitoide no manifestó preferencia innata por los volátiles de la planta de donde se originó, ni por los volátiles de la planta con daño respecto al testigo (maceta). Sin embargo, cuando el parasitoide tuvo experiencia sobre plantas con daño por *B. cockerelli*, manifestó preferencia por el complejo planta con daño del herbívoro contra el testigo (maceta), aún si la experiencia ocurrió en una planta de origen o en una planta alterna. En un experimento diferente *T. triozae* al elegir entre dos fuentes de volátiles (planta de origen vs planta alterna). Cuando la experiencia ocurrió en la planta de origen se presentó una marcada preferencia por la planta de origen contra la planta alterna. No obstante, si la experiencia ocurría en la planta alterna, se inducía respuesta a plantas con daño pero ninguna preferencia por alguna de las plantas, tanto por la de origen o por la alterna. Para efectos prácticos, en la liberación masiva de *T.*

*triozae* parece conveniente facilitar las primeras experiencias del parasitoide en plantas con daño para que mejore su eficiencia de búsqueda inicial.

**Palabras clave:** parasitoides, control biológico, aprendizaje asociativo, tritrófico.

### 3.2. Abstract

Parasitoids of oligophagous herbivores often have to find it in different plant species to which he lodged as immature. This can modify its searching capacity as innate behavior leads them to search the complex volatile plant-herbivore where they developed. In this study, the model: solanaceae-*Bactericera cockerelli*-*Tamarixia triozae* was used to evaluate the plant influence, herbivore damage and previous experience of *T. triozae* in response to volatiles complex plant-herbivore. The response to various stimuli attraction to *T. triozae* was performed on "Y" olfactometer. The results show that this parasitoid has no innate preference to volatiles emanating from the host, or volatiles of host damage. Nevertheless, the experience of *T. triozae* on plants damaged by *B. cockerelli* induced consistently the preference of *T. triozae* to the complex plant-herbivore versus control, no matter what was the plant host of that experience. Later, if the experience occurred in the plant of origin, the preference was induced to the plant of origin, but if the experience occurred in alternative plant, no preference was generated to any of those plants. For practical purposes, before releasing *T. triozae* it might be appropriate to facilitate early experiences of the parasitoid in *B. cockerelli* damage plants that could improve their initial searching capacity.

**Key words:** parasitoids, biological control, associative learning, tritrophic.

### 3.3. INTRODUCCIÓN

El proceso de forrajeo de los parasitoides implica una secuencia ordenada de acciones para localizar primero el hábitat, luego la planta hospedera y, finalmente, el huésped (Vinson 1984; Rose et al. 1996; Alborn et al. 1997; Pare y Tumlinson 1997; Gingras et al. 2002). Los parasitoides especialistas se guían en ese proceso por los volátiles de la planta que los hospedó como inmaduros (Giunti et al. 2015), a los cuales reconocen y responden, en alguna medida, con conductas innatas (heredadas) (Prevost et al. 1990). En estas conductas innatas, los volátiles les indican la disponibilidad de huéspedes en el complejo planta-herbívoro (Nordlund et al. 1988; Rose et al. 1996; Pare y Tumlinson 1997; Alborn et al. 1997).

Aunque se ha proporcionado evidencia experimental del proceso de búsqueda y localización de huéspedes por algunos parasitoides, esta no es tan simple ni lineal (Vet y Dicke 1992; Steidle et al. 2003; Giunti et al. 2015). Por ejemplo, cuando el parasitoide especialista se desarrolla en una hospedera y tiene que encontrar a sus huéspedes en una planta de diferente especie, puede tener dificultades para localizarlos porque su conducta innata le induce a buscarlos en la especie que lo hospedó como inmaduro y, distinguir su presencia en la nueva especie le demanda aprendizaje, a través del cual asocia la presencia de huéspedes con los volátiles del nuevo sistema planta-herbívoro (Nordlund et al. 1988; Rose et al. 1996; Alborn et al. 1997; Pare y Tumlinson 1997; Allison y Hare 2009).

Dado que *B. cockerelli* puede reducir hasta el 50% del potencial productivo de sus plantas hospederas (Garzón-Tiznado 2003; Liu y Trumble 2006) su manejo necesita de tácticas diferentes a las que se han aplicado hasta ahora. Recientemente se ha propuesto la evaluación del parasitoide *Tamarixia triozae*

Burks (Hymenoptera: Eulophidae) para disminuir poblaciones de *B. cockerelli* en condiciones de agricultura protegida (Cerón-González et al 2014; Rojas et al 2015; Yang et al. 2015). Actualmente los parasitoides se crían sobre ninfas de *B. cockerelli* que a su vez se desarrollan sobre plantas de jitomate. Los parasitoides reproducidos de esta manera se han liberado, experimentalmente, para combatir poblaciones de *B. cockerelli* sobre plantas de chile o de jitomate, pero se desconoce si el cambio de hospedera afecta el desempeño del parasitoide.

El sistema solanáceas-*B. cockerelli*-*T. triozae*, donde diferentes solanáceas como chile, *Capsicum annuum* L., jitomate, *Solanum lycopersicum* L., papa, *Solanum tuberosum* L. y tomate de cáscara, *Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm, sustentan a *B. cockerelli* es un sistema interesante porque este herbívoro es el único huésped conocido de *T. triozae*. De esta forma este sistema puede ofrecer un modelo de estudio para abordar algunas interrogantes, especialmente si el desempeño de los parasitoides provenientes de herbívoros criados en plantas hospederas diferentes afectan algunos de sus parámetros biológicos. Por esta razón el objetivo de este trabajo fue evaluar la influencia de la planta hospedera en la respuesta de hembras de *T. triozae* a los volátiles del complejo planta-herbívoro provenientes de plantas con y sin daño del herbívoro, también la relación con la experiencia previa de las hembras. Específicamente se trató de resolver las preguntas siguientes. 1) ¿Son un factor de atracción innata para *T. triozae* los estímulos químicos provenientes del complejo planta-herbívoro? 2) ¿Qué papel juega la experiencia (hospedera y daño) en la atracción de *T. triozae*?; 3) ¿Qué papel juega la planta hospedera cuando *T. triozae* recibe experiencia en plantas con daño?

### **3.4. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.4.1. Plantas**

Se usaron plantas de jitomate, *Solanumlycopersicum* L. cultivar “Rio grande”, y chile jalapeño, *Capsicum annuum* L. cultivar “real”, plantadas en macetas de plástico de 4 litros con sustrato de peat moss (Growin mix, Canada) y tezontle en proporción 1:2. Las plantas se fertirrigaron cada tercer día con la solución nutritiva de Steiner (1961) y se confinaron en jaulas de 2.5x1.0x0.7m (largo, ancho, alto) para evitar su colonización por insectos. También se evitó el uso de insecticidas y fungicidas para que sus residuos no afectaran los ensayos.

#### **3.4.2. Insectos**

##### **3.4.2.1 Cría de *Bactericera cockerelli***

Se establecieron dos crías de *B. cockerelli*, una en jitomate y la otra en chile, las colonias se mantuvieron por 10 generaciones antes de realizar los ensayos. Cada cría se mantuvo en un invernadero distinto. En ambos casos las plantas se colonizaron con los adultos de *B. cockerelli* en jaulas entomológicas y se mantuvieron allí para obtener los nuevos insectos. Los detalles del manejo de la cría fueron similares a los descritos por Rojas et al. (2015).

##### **3.4.2.2. Cría de *Tamarixia triozae***

También se hicieron dos crías de *T. triozae*. Una en jitomate y la otra en chile, para asegurar la pureza de las colonias estas se ubicaron en invernaderos separados. Para el manejo de estas crías y la recolección de los parasitoides se siguió la metodología descrita por Luna-Cruz et al. (2015).

### **3.4.3. Ensayos de olfatometría**

Se utilizó un olfatómetro simple de dos vías en “Y” (vidrio de borosilicato). Cada brazo tenía 10 cm de largo y 1 cm de diámetro, unidos en un ángulo de 75° y un cuerpo de salida de 14 cm de largo y 1.5 cm de diámetro. En consideración de la geotaxia negativa del parasitoide, común para su familia (Mann et al. 2010), los brazos del olfatómetro se elevaron 60° respecto a la horizontal.

Las fuentes de olor (tratamientos) se colocaron en cámaras colectoras cilíndricas de vidrio de borosilicato de 15 L (35 cm de alto por 25 cm de diámetro) (figura 2, e). Los volátiles de los tratamientos fueron proyectados por una bomba de aire (Elite® 801) que expulsaba el aire seco, el cual fue filtrado por un cartucho adsorbente de Tenax®, (0.2 mg) y humedecido con una trampa de agua destilada. El flujo de aire fue calibrado (234.4 ml/min de salida para cada brazo) con ayuda de dos flujómetros (Cole Parmer ® Mod # PMR1-010293) (figura 2).

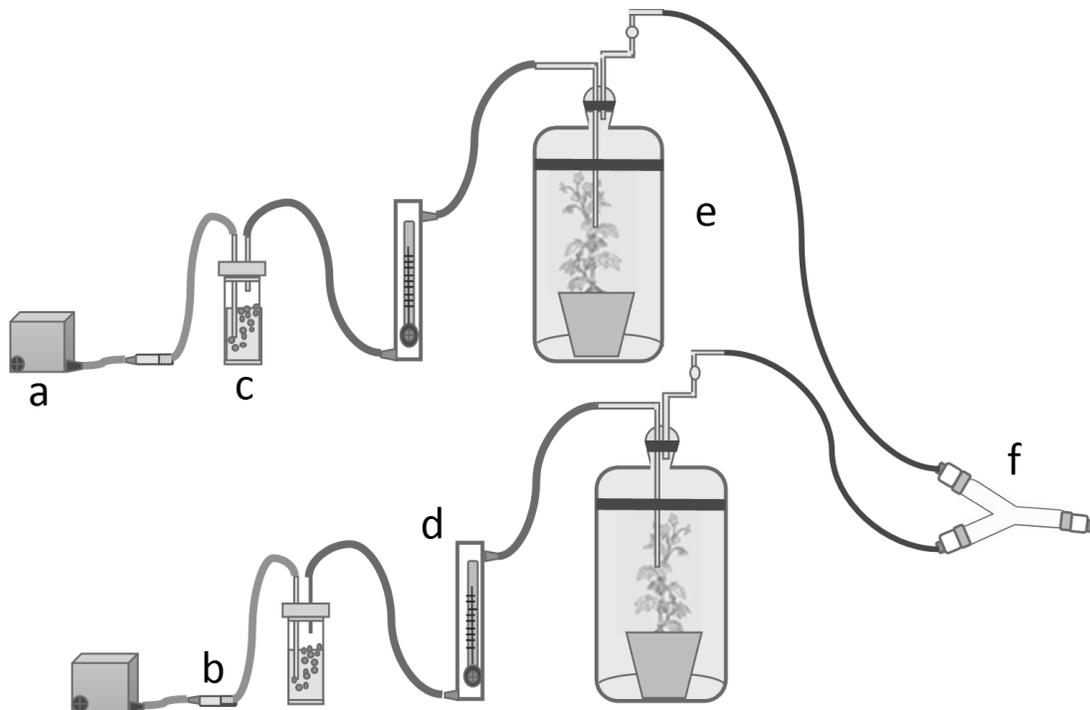


Figura 2. Esquema del flujo de aire y conexión del olfatómetro en “Y”; a) bomba de aire, b) filtro de Tenax®, c) trampa de agua, d) flujómetro, e) cámara colectora, f) olfatómetro.

Los experimentos se realizaron de las 11:00 a 14:00h (horario de mayor actividad del parasitoide, según observaciones preliminares), en una habitación con paredes negras mate, para evitar sombras o reflejos, con temperatura de  $26 \pm 2^\circ\text{C}$  y humedad relativa de 60-70%. La única fuente luminosa fue una lámpara tubular de 120 cm de largo de luz fría (Osram: Sylvania), colocada arriba del olfatómetro, paralela a éste y a la distancia necesaria para que la iluminancia recibida en el olfatómetro fuera de 1767 luxes.

La preferencia de *T. triozae* se definió por la elección por alguno de los brazos del olfatómetro, lo cual fue evaluado en un periodo de 300 s, o porque el parasitoide llegaba hasta el final de alguno de los brazos con algún estímulo. Cuando no hubo respuesta en ese lapso de tiempo el insecto se sustituyó por otro.

Los experimentos se realizaron con hembras de *T. triozae* las cuales tenían dos características: su origen (la planta donde nacieron chile o jitomate), así como la experiencia. Esta última tuvo dos niveles, no experiencia y experiencia. La no experiencia consistió en usar hembras recién emergidas colocadas individualmente en confinamiento y alimentadas con miel, sin acceso a plantas ni psílicos. Por su parte, la experiencia consistió en exponer durante 72 h a las hembras recién emergidas a los diferentes estímulos (tratamientos) que se les ofrecerían en los ensayos (figura 3).

Los tratamientos fueron plantas de chile o jitomate en inicio de floración con o sin daño por el psílido. El daño se produjo por una colonia de 192 psílicos de 4<sup>to</sup> ínstar y 5 adultos durante 15 días. No daño significó plantas sin insectos. Las plantas de chile o jitomate podían configurar como plantas de origen (donde se crio *T. triozae*) o en su caso como plantas alternas (que implicaba el cambio de hospedera) según correspondiera. El testigo fue una maceta de 4 litros conteniendo el mismo sustrato usado para las plantas (figura 3). Para responder las preguntas planteadas se realizaron trece experimentos, cada uno con 60 repeticiones (hembras), donde a cada hembra se le ofreció un par de tratamientos.

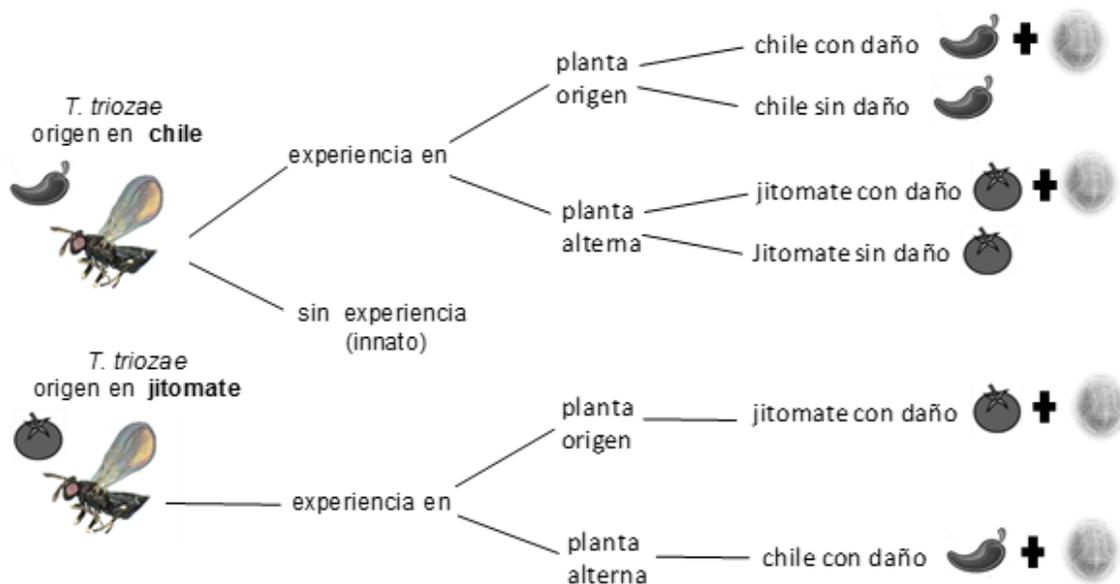


Figura 3. Esquema con las características de las unidades experimentales (hembras de *Tamarixia triozae*).

Para determinar si los volátiles del complejo planta-herbívoro son un factor de atracción innata para *T. triozae* se utilizaron cinco grupos de hembras de *T. triozae* nacidas en Chile (sin experiencia) y se observó la respuesta de cada grupo ante los siguientes pares de tratamientos: i) testigo vs planta de Chile, ii) testigo vs planta de jitomate, iii) testigo vs planta de Chile con daño, iv) testigo vs planta de jitomate con daño, y v) planta de Chile vs planta de Chile con daño.

El papel de los factores de la experiencia (hospedera y daño) en la atracción de *T. triozae* fue estudiado mediante cuatro grupos de hembras nacidas en Chile con diferente experiencia. Estas hembras fueron expuestas a los siguientes pares de tratamientos. 1) Hembras con experiencia en plantas de Chile recibieron: i) testigo vs planta de Chile; 2) hembras con experiencia en plantas de Chile con daño recibieron: ii) testigo vs planta de Chile con daño; 3) hembras con experiencia en

jitomate recibieron: iii) testigo vs planta de jitomate y 4) hembras con experiencia en jitomate con daño recibieron: iv) testigo vs planta de jitomate con daño.

El papel de la planta hospedera en la experiencia de *T. triozae* con el daño se estudió con cuatro grupos de hembras de *T. triozae*: 1) hembras de chile con experiencia en chile con daño, 2) hembras de jitomate con experiencia en jitomate con daño, 3) hembras de chile con experiencia en jitomate con daño, 4) hembras de jitomate con experiencia en chile con daño. A todos ellos se les ofreció un mismo par de tratamientos: planta de chile con daño vs planta de jitomate con daño.

#### **3.4.4. Análisis estadístico**

La elección de *T. triozae* por alguno de los brazos del olfatómetro se comparó con la prueba estadística de Chi cuadrada, con  $\alpha=0,05$ .

### **3.5. RESULTADOS**

*Tamarixia triozae* no mostró preferencia en la respuesta innata a volátiles de ningún tipo. Las hembras recién nacidas en chile y sin experiencia no manifestaron preferencia entre el testigo (maceta) y las plantas ofrecidas con daño o sin daño por el psílido (hospedera de origen u hospedera alterna) (figura 4).

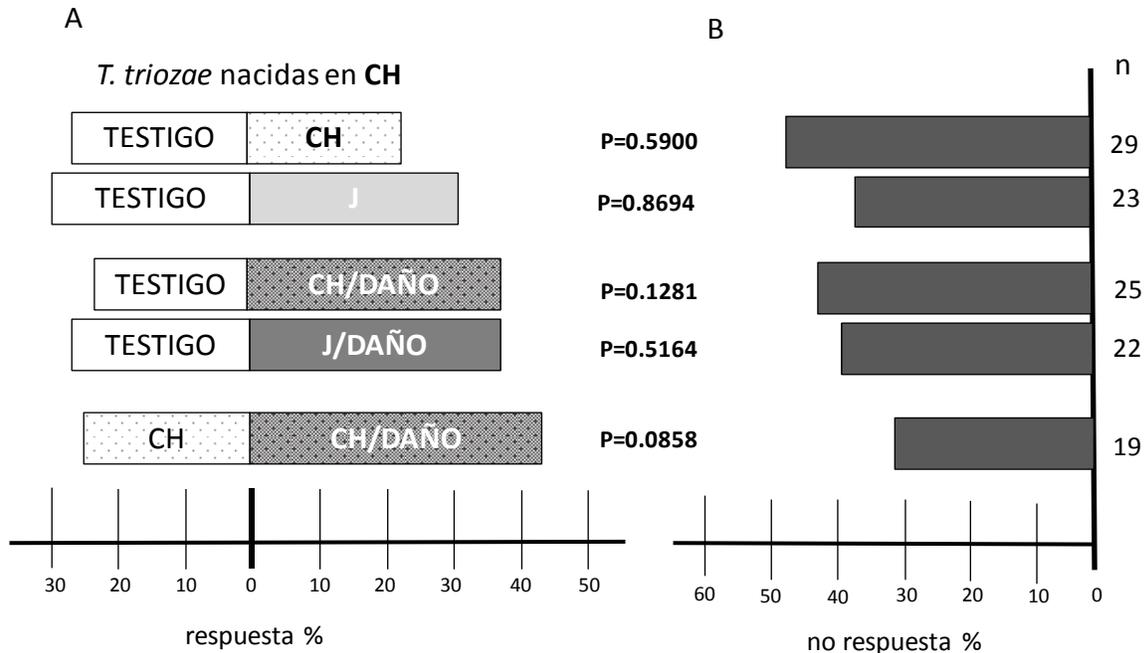


Figura 4. A) Respuestas de las hembras de *Tamarixia triozae* nacidas en Chile (sin experiencia) a contrastes de estímulos olfatorios. Testigo: maceta con sustrato, CH: planta de Chile, CH/DAÑO: planta de Chile con daño, J: jitomate, J/DAÑO: planta de jitomate con daño. B) Porcentaje organismo que no respondieron en 300 s.

Las hembras con experiencia en plantas sin daño no manifestaron diferencia entre el testigo y planta sin daño, sin importar si la experiencia fue sobre su hospedera de origen ( $X^2=0.57$ ;  $gl=1$ ;  $P=0.4496$ ) o sobre la hospedera alterna ( $X^2=0.21$ ;  $gl=1$ ;  $P=0.6394$ ) (figura 4). Sin embargo, la experiencia en plantas con daño si indujo atracción, las hembras de *T. triozae* fueron atraídas a plantas con daño tanto si eran de la hospedera de origen ( $X^2=5.6666$ ;  $gl=1$ ;  $P=0.0172$ ), como la hospedera alterna ( $X^2=4.8285$ ;  $gl=1$ ;  $P=0.0279$ ) (figura 5).

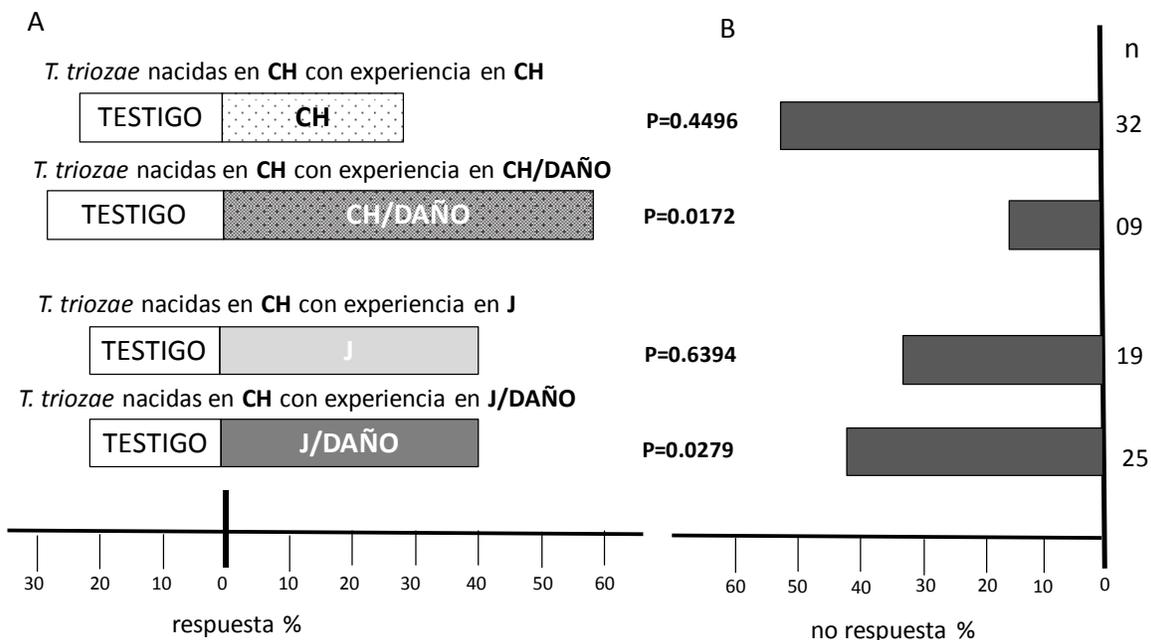


Figura 5. A) Respuesta de las hembras de *Tamarixia triozae* nacidas en Chile con experiencia en plantas con y sin daño. Testigo: maceta, CH: planta de Chile, CH/DAÑO: planta de Chile con daño, J: jitomate; J/DAÑO, planta de jitomate con daño. B) porcentaje de organismo que no respondieron en 300 s.

Cuando la experiencia ocurrió en la planta de origen y se les dio a elegir entre dos fuentes de volátiles (planta de origen vs planta alterna), *T. triozae* presentó una marcada preferencia por la planta de origen contra la planta alterna. Así las hembras nacidas en Chile, que se les proporcionó experiencia en Chile con daño eligieron Chile con daño ( $X^2 = 13.5641$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0.0001$ ) y las nacidas en jitomate, que se les proporcionó experiencia en jitomate con daño, eligieron jitomate con daño ( $X^2 = 5.5647$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0.0163$ ). No obstante, si la experiencia ocurría en la planta alterna, se inducía respuesta a plantas con daño pero ninguna preferencia por alguna de las plantas (origen o alterna) (figura 6).

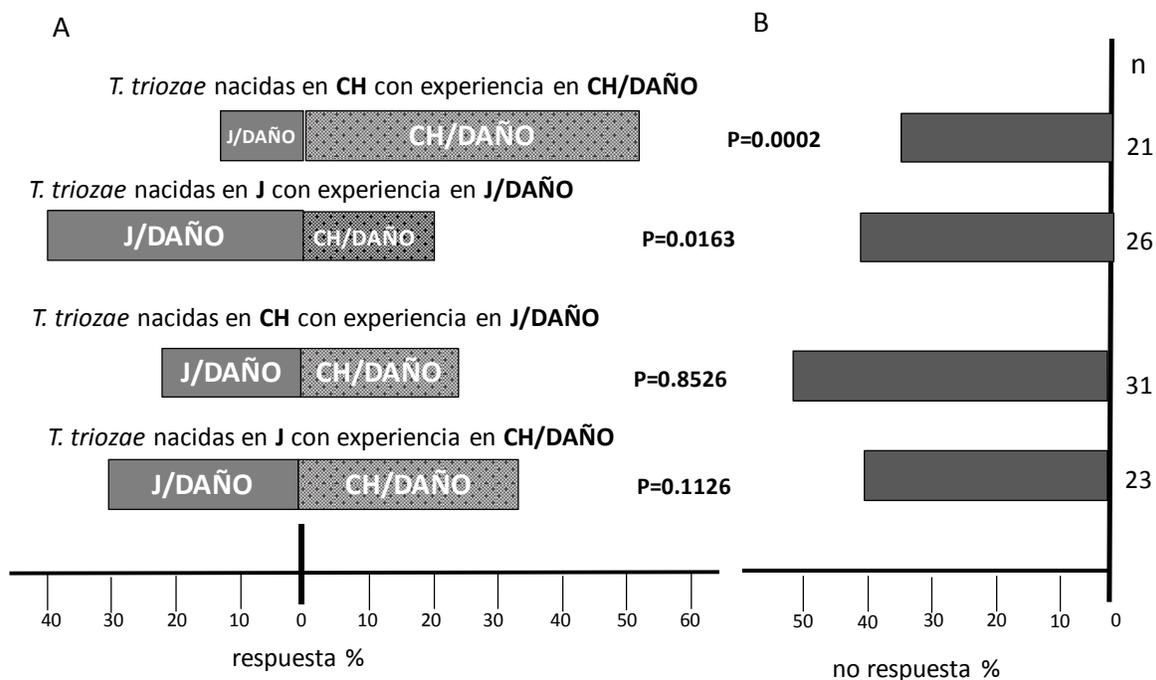


Figura 6. A) respuesta de hembras de *Tamarixia triozae* de origen en chile o jitomate con experiencia en plantas de origen y plantas alternas con daño. CH/DAÑO: planta de chile con daño, J/DAÑO: planta de jitomate con daño. B) Porcentaje de organismo que no respondieron en 300 s.

### 3.6. DISCUSIÓN

Los volátiles que emanan de las plantas son altamente detectables, aunque poco confiables para los parasitoides (Steidle et al. 2003). Los provenientes del herbívoro suelen ser poco detectables, pero altamente confiables (Vet y Dicke 1992). Por otro lado, la combinación de ambos, o los resultantes de la interacción de la planta con el herbívoro (herbívoria), resultan altamente detectables y confiables (Drukker et al. 2000; Dicke y van Loon 2000; Carroll et al 2006; Dicke 2009). Cada especie de parasitoide desarrolla una estrategia para optimizar el aprovechamiento de esos volátiles en la búsqueda de sus huéspedes, la cual se debe optimizar mediante la conducta innata y/o el aprendizaje para poder sobrevivir.

En nuestro modelo de estudio solanáceas-*B. cockerelli*-*T. triozae* no se

detectó respuesta innata del parasitoide hacia volátiles de plantas con o sin daño por el herbívoro. Aparentemente ninguno de esos estímulos indujo el forrajeo de hembras sin experiencia. Esta respuesta se ha reportado frecuentemente en parasitoides sin una primera experiencia de oviposición o alimentación sobre huéspedes (Vet y Dicke 1992; Storecak et al. 2000; Ojeda-Camacho et al. 2001).

La experiencia en plantas sin daño tampoco fue relevante para modificar el comportamiento del parasitoide. Las hembras con experiencia en plantas sin daño continuaron sin mostrar preferencia entre planta sin daño y el testigo (maceta)., Un comportamiento similar se reportó para el parasitoide *Aphidius ervi* Haaliday (Hymenoptera: Braconidae) cuando no se proporcionó experiencia en oviposición (Ojeda-Camacho et al. 2001).

A diferencia de los ensayos anteriores, la experiencia en plantas con daño por el psílido fue un factor que modificó el comportamiento de *T. Triozae*. Las hembras con experiencia en plantas con daño acudieron más a las plantas con daño que al testigo. Es decir se provocó que los parasitoides se sensibilizaran a volátiles específicos del complejo planta-herbívoro (Lentz-Ronning y Kester 2012; Giunti et al. 2015), y esta situación permitió discriminar entre plantas dañadas y no dañadas (Eller et al. 1988; Turlings et al. 1991; Vet y Dicke 1992). Dicha sensibilización capacita a este parasitoide para encontrar a sus huéspedes y así reproducirse, como se ha indicado para otros parasitoides como *A. ervi*, en este caso plantas con daño lo sensibilizaron para buscar huéspedes en hospederas con daño (Du et al. 1996).

En nuestro modelo de estudio, la experiencia de las hembras con el daño en su hospedera de origen induce marcada preferencia por éstas, respecto a la

hospedera alterna. Este resultado implica que la experiencia del parasitoide en la hospedera de origen con daño genera asociación de los volátiles de ese complejo con la disponibilidad de huéspedes (Dicke et al. 1990; Takabayashi et al. 1991, Steidle y van Loon 2003). También sugiere que dicha asociación es la inductora de mayor atracción por la hospedera de origen que por la alterna. Posiblemente, el complejo hospedera alterna-huésped emite algunos volátiles semejantes a los del complejo hospedera de origen-huésped, pero estos resultan menos atractivos que los de la planta de origen (Blande et al. 2007). En nuestro modelo las hembras de *T. triozae* acudieron 2.4 y 3.8 veces más a la hospedera de origen con daño, que a hospedera alterna con daño.

En una situación diferente en nuestro modelo, la experiencia en la planta alterna con daño no indujo preferencia por ésta. Las hembras acudieron por igual a la hospedera de origen como a la alterna (ambas con daño). Esto podría sugerir que la experiencia en el complejo planta alterna-herbívoro habilita una asociación de volátiles (Cortesero et al. 1995) distinta a la habilitada por el complejo planta de origen-herbívoro. Asumimos que esta diferencia es la causante de que los parasitoides respondieran por igual a ambas hospederas con daño, en vez de inducir preferencia por la planta donde ocurrió la experiencia.

Estos resultados muestran que en nuestro sistema los volátiles de la planta que los hospedó como inmaduros constituyen señales débiles, y probablemente insuficientes para motivar una respuesta de atracción innata en los parasitoides (figura 2). No obstante, cuando las hembras recibieron experiencia en cualquiera de las hospederas con daño, se generó atracción por el daño respecto al testigo (maceta) (figura 3). Esto sugiere que es el daño por el herbívoro, y probablemente

la presencia de volátiles, lo que genera la sensibilización e indicación al parasitoide la disponibilidad de huéspedes.

La diferencia de la respuesta generada por la experiencia en la hospedera de origen respecto a la experiencia en la hospedera alterna (ambas con daño) indica que la experiencia con el daño no es el único factor que determina la atracción del parasitoide, por lo que puede asumirse que hay alguno más, como las señales débiles indicadas previamente. Nuestros datos sugieren que esas señales débiles de la hospedera de origen adquieren relevancia con la experiencia en el daño sobre ella e inducen atracción hacia esa condición (Dicke et al. 1990; Takabayashi et al. 1991; Steidle y van Loon 2003), lo cual no pasa cuando la experiencia ocurre en la hospedera alterna.

De estos hallazgos se deduce que para efectos de uso del parasitoide cuando la plaga es poco abundante, es conveniente facilitarles sus primeras experiencias en plantas con daño porque eso mejoraría su eficiencia de búsqueda inicial. Tal facilitación podría dárseles en los focos de la mayor abundancia de la plaga o en confinamientos *ex profeso* con plantas altamente infestadas.

#### **4. CONCLUSIONES GENERALES Y SUGERENCIAS**

Este trabajo tuvo la finalidad de estudiar desde un enfoque tritrófico a un sistema biológico, y este estudio puede tener aplicación práctica en el mediano plazo en el manejo de una plaga de importancia económica internacional. Para ello se utilizó como modelo solanáceas-*B. cockerelli*-*T. triozae*. Este modelo tiene la particularidad de tener un enemigo natural específico de un herbívoro que se alimenta de diferentes plantas y que podría considerarse oligófago. Se evaluó el

desempeño del parasitoide *T. triozae* cuando fue criado en una planta hospedera y se le cambiaba a otra, y se compararon sus parámetros biológicos y su respuesta comportamental en diferentes escenarios sobre plantas de chile y jitomate.

El parasitismo, alimentación sobre el huésped, sobrevivencia, longevidad y proporción sexual fueron diferentes en ambas hospederas. Las hembras de *T. triozae* criadas en plantas de chile parasitan 3% más que las de jitomate. Hembras de *T. triozae* se alimentaron de más huéspedes sobre plantas de chile que sobre plantas de jitomate. La sobrevivencia y la proporción sexual de *T. triozae* fue mayor si se criaba en jitomate, pero la longevidad fue mayor si se criaba en chile. Con los resultados obtenidos se consideró que la experimentación con orígenes diferentes (chile y jitomate) permitió evaluar la influencia de la planta hospedera de origen así como analizar los efectos de la hospedera de trabajo en los diferentes parámetros del parasitoide, con estos resultados es posible considerar un manejo más específico del parasitoide así como sus efectos en estas dos plantas.

En segundo lugar para valorar la respuesta de *T. triozae* a la planta de origen de cría así como su experiencia a una nueva planta. Fue necesario conocer cuál era el factor de atracción para el parasitoide: se encontró que las hembras nacidas en chile (sin experiencia) no distinguen a la planta o a la planta con el psílido ( $P \geq 0.08581$ ). Pero el factor experiencia fue valioso ya que cuando las hembras tienen experiencia en el daño modifican su conducta y son atraídas a plantas con psílicos (chile:  $X^2=5.6666$ ;  $gl= 1$ ;  $P=0.0172$  y jitomate:  $X^2= 4.8285$ ;  $gl= 1$ ;  $P=0.0279$ ).

Al comprender estos resultados se evaluó la experiencia en una hospedadora distinta a la que se crio y se obtuvo que hembras de chile o jitomate no distinguen

entre su planta de cría y la planta donde no se crio. Mediante lo obtenido en este sistema la herbivoría en la planta hospedera juega un papel preponderante en la relación entre la planta, herbívoro y el parasitoide. Puesto que *T. triozae* demostró estar influenciada por el complejo planta-herbívoro (daño) y que el aprendizaje demostró ser un factor importante en su atracción.

En general, este estudio fue valioso para responder a algunas preguntas básicas de investigación en las relaciones tritróficas planta-herbívoro-enemigo natural. Además, proporcionó información relevante para la cría de *T. triozae*, e información de las capacidades de aprendizaje del parasitoide. Mismas que podrían ser explotadas para mejorar el éxito como enemigo natural en diferentes hospederas.

## 5. LITERATURA CITADA

- Alborn, H., T., T. Turlings C., T., H. Jones., G. Stenhagen., J., H. Loughrin, Tumlinson J. H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*. 276: 945-948.
- Allison, J. D., Hare, J. D. 2009. Learned and naïve natural enemy responses and the interpretation of volatile organic compounds as cues or signals. *New Phytol.* 184: 768-782.
- Almeyda-León, I.H., J.A. Sánchez-Salas y J.A. Garzón-Tiznado. 2008. Vectores causantes de punta morada de la papa en Coahuila y Nuevo León, México. *Agr. Téc. México* 2: 141-150.
- Azimi, S., A. Ashouri, M. Tohidfar, and R. T. Hasanlouei. 2012. Effect of Iranian Bt cotton on *Encarsia formosa*, parasitoid of *Bemisia tabaci*. *Int. Res. J. App. Basic Sciences* 311: 224-225.
- Badii, M. H., E. Cerna, and J. Landeros. 2010. Enemigos Naturales: Nociones Etológicas (Natural Enemies: Etological Notions). *Daena: Int J. Good Conscience* 51: 256-269.

- Barbosa, P., P. Gross, and J. Kemper. 1991. Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia congregata*. *Ecology* 72: 1567-1575.
- Bernays, E. A., Chapman, R. F. 2007. Host-plant selection by phytophagous insects (Vol. 2). *Spr Sci and Bus Media*.
- Blande, J.D., Pickett, J. A, Poppy, G.M. 2007. A comparison of semiochemically mediated interactions involving specialist and generalist Brassica-feeding aphids and the braconid parasitoid *Diaeretiella rapae*. *J. Chem. Ecol.* 33: 767–779.
- Bloem, K., K. C. Kelley, and S. S. Duffey. 1989. Differential effect of tomatine and its alleviation by cholesterol on larval growth and efficiency of food utilization in *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J. Chem. Ecol.* 15: 387–98.
- Bottrell, D.G., P. Barbosa, and F. Gould. 1998. Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: a realistic strategy? *Annu. Rev. Entomol.* 43: 347–367.
- Bujanos, M., R., T.J.A. Garzón and J.A. Marín. 2005. Manejo integrado del pulgón saltador *Bactericera* (=Paratrioza) *cockerelli* (Sulc.) (Hemiptera: Triozidae) en los cultivos de solanáceas en México. Pp. 93-99. In: Segunda convención mundial del chile INIFAP, Campo Experimental Bajío, Celaya, Guanajuato, México; INIFAP, Unidad de Biotecnología, Campo Experimental Valle de Culiacán, Sinaloa, México; INIFAP, campo Experimental Bajío, Celaya, Guanajuato.
- Calvo, J., A. Torres-Ruíz, J. C. Velázquez-González, E. Rodríguez-Leyva, and J. R. Lomeli-Flores. 2016. Evaluation of *Dicyphus hesperus* for biological control of sweet potato whitefly and potato psyllid on greenhouse tomato. *Biocontrol*. DOI:10.1007/s10526-016-9719-2.
- Campbell, B. C, and S.S. Duffey. 1981. Alleviation of  $\alpha$ -tomatine-induced toxicity to the parasitoid *Hyposoter exiguae* by phytosterols in the diet of the host *Heliothis zea*. *J. Chem. Ecol.* 7: 927–46.
- Caron, V., J. H. Myers, and D. R. Gillespie. 2008. Fitness-related traits in a parasitoid fly are mediated by effects of plants on its host. *J. Appl. Entomol.* 132: 663–667.
- Carroll, M.J., E.A, Schmelz, R.L. Meagher, P.E.A., Teal. 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *J. Chem. Ecol.* 32:1911–1924.

- Cerón-González, C., J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez- Leyva, and A. Torres-Ruiz. 2014. Fertility and feeding of *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) on potato psyllid *Bactericera cockerelli*. *Rev. Mex. Cienc. Agri.* 5: 893–899.
- Compere, H. 1943. A new species of *Metaphycus* parasite on psyllids. *Pan-Pacific Entomology* 19: 71-73.
- Cortesero, A.M., J.P. Monge, J. Huignard. 1995. Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus vuilleti* Crw (Hymenoptera: Eupelmidae) to volatile stimuli from hosts and host plants. *J. Insect Behav.* 8: 751–762.
- De Moraes, C. M., Lewis, W. J., Tumlinson, J. H. 2000. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 29: 189-203.
- Dicke M Sabelis MW. 1989. Does it pay plants to advertise for bodyguards? Towards a cost-benefit analysis of induced synomone production, pp. 341-258, *in* Lambers, H., Konings, H., Cambridge, M. L., and Pons, Th. L. (eds.), *Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Dicke, M. 2009. Behavior and community ecology of plants that cry for help. *Plant Cell Environ* 32:654–665.
- Dicke, M., J. J. A van Loon, and R. Soler. 2009. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. *Nat. Chem. Biol.* 5: 317-324.
- Dicke, M., J.J. vanLoon. 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomol. Exp. Appl.* 97:237–249.
- Dicke, M., M.W. Sabelis, J. Takabayashi, J. Bruin, M.A. Posthumus, 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091-3118.
- Drukker, B., J. Bruin, M.W. Sabelis 2000. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. *Physiol. Entomol.* 25: 260–265.
- Du, Y., G.M. Poppy and W. Powel. 1996. Relative importance of semiochemicals from the first and second trophic level in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.* 22: 1591-1605.

- Eller, FJ, Tumlinson JH, Lewis WJ. 1992. Effect of host diet and preflight experience on the flight responses of *Microplitis croceipes* (Cresson). *Physiol. Entomol.* 17: 235-240.
- Elliger CA, Wong Y, Chan BG, Waiss AC Jr. 1981. Growth inhibitors in tomato (*Lycopersicon*) to tomato fruitworm (*Heliothis zea*). *J. Chem. Ecol.* 7:753–58.
- Felipe-Silvestre JM, Gómez J, Guerrero E, Rojas J. (2005). Respuesta comportamental del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Hymenoptera: Bethyilidae) a estímulos químicos de su huésped *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae). *Entomología Mexicana*.
- Garzón-Tiznado, J. A. 2003. El pulgón saltador o la Paratrioza, una amenaza para la horticultura de Sinaloa. Pp. 79-89. In. Memoria del taller sobre *Paratrioza cockerelli* Sulc. como plaga y vector de fitoplasmas en hortalizas. Culiacán, Sinaloa, México.
- Garzón-Tiznado, J. A., 1984. Enfermedad del “Permanente” del jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) en Celaya, Guanajuato. Pp. 138. In: XI Congreso Nacional de Fitopatología. San Luis Potosí.
- Garzón-Tiznado, J.A., O. G. Cárdenas-Valenzuela, R. Bujanos-Muñiz, A. Marín-Jarillo, A. Becerra-Flora, S. Velarde-Félix, C. Reyes-Moreno, M. González-Chavira y J. L. Martínez-Carrillo. 2009. Asociación de Hemiptera: Triozidae con la enfermedad “Permanente del tomate” en México. *Agri. Téc. México* 1: 58-69.
- Gingras, D., P. Dutilleul, G. Boivin. 2002. Modeling the impact of plant structure on host-finding behavior of parasitoids. *Ecology* 130: 396-402.
- Giunti, G., A. Canale, R.H. Messing, E. Donati, C. Stefanini, JP. Michaud, and G. Benelli. 2015. Parasitoid learning: current knowledge and implications for biological control. *Biological control*, 90: 208-219.
- Gutiérrez-Ibáñez, C., Villagra, C.A., Niemeyer, H.M., 2007. Pre-pupation behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Haliday) and its consequences for preimaginal learning. *Naturwissenschaften* 94: 595–600.
- Hochberg, M. E., G. Bertault , K. Poitrineau., A. Janssen. 2003. Olfactory orientation of the truffle beetle, *Leiodes cinnamomea*. *Entomol. Exp. et Appl.* 109: 147-153.
- Huffaker C.B., Luck R.F., Messenger P.S. 1977. The ecological basis of biological control. *Proc. XV Internat. Cong. Entomol., Washington, D.C.* pp. 560-586.

- Jandricic, S. E., A. G. Dale, A. Bader, and S. D. Frank. 2014. The effect of banker plant species on the fitness of *Aphidius colemani* Viereck and its aphid host (*Rhopalosiphum padi* L.) Biol. Control 76: 28-35.
- Jensen, D.D. 1957. Parasites of the Psyllidae. Hilgardia. 27: 71-98.
- Johnson, T. E. 1971. The effectiveness of *Tetrastichus triozae* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) as a biological control agent of *Paratrioza cockerelli* (Sulc.) (Homoptera: Psyllidae) in north central Colorado. M.S. Thesis. Colorado State Univ. Fort Collins, Colorado. 45 p.
- Kennedy, G. 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators: Tritrophic Interactions Involving the Genus *Lycopersicon*. Annu. Rev. Entomol. 48: 51-72.
- La Salle, J. 1993. North American genera of Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae). J. Nat. Hist. 28: 109-236.
- Lentz-Ronning, A.J., Kester K.M., 2012. Effect of sequential learning experiences on searching responses and sex ratio allocations of the gregarious insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). J. Insect Behav. 26, 165–175.
- Leyva-López, N.E., J. Ochoa, D. Leal, y J. P. Martínez. 2002. Multiple phytoplasmas associated with potato diseases in Mexico. Canadian Journal of Microbiology 48: 1062-1068.
- Liu, D. y J.T. Trumble. 2006. Ovipositional preferences, damage thresholds, and detection of the tomato/potato psyllid (*Bactericera cockerelli* Sulc) on selected tomato accessions. Bulletin of Entomological Research 96: 197-204.
- Liu, T.-X., Z. Yong-Mei, P. Li-Nian, P. Rojas, and J. T. Trumble. 2012. Risk assessment of selected insecticides on *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Triozidae). J. Econ. Entomol. 5: 490–496.
- Lomeli-Flores, J. R., y R. Bueno. 2002. Nuevo registro de *Tamarixia triozae* (Burks) parasitoide del psílido del tomate *Paratrioza cockerelli* (Sulc) (Homoptera: Psyllidae) en México. Folia Entomol. Mex. 41: 375-376.
- Luna-Cruz, A., E. Rodríguez-Leyva, J. R. Lomeli-Flores, L. D. Ortega-Arenas, N. Bautista-Martínez, y S. Pineda. 2015. Toxicity and residual activity of insecticides against

- Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae). J. Eco Entomol 108: 2289-2295.
- Luna-Cruz, A., J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez-Leyva, L. D. Ortega-Arenas y A. Huerta. 2011. Toxicidad de cuatro insecticidas sobre *Tamarixia triozae* (Burks) (Hymenoptera: Eulophidae) y su hospedero *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae). Acta Zool. Mex. 3: 509-526.
- Mann, R.S., J.A. Qureshi, P.A. Stansly, L.L. Stelinski, 2010. Behavioral response of *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) to volatiles emanating from *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) and citrus. J. Insect Behav. 23: 447–458.
- McAuslane, H. J., F. A. Johnson, D. L. Colvin, and B. Sojack. 1995. Influence of foliar pubescence on incidence and parasitism of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on soybean and peanut. Environ. Entomol. 24: 1135–1143.
- Meiners T, Hilker M. 2000. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. J. Chem. Ecol. 26: 221-232.
- Munyaneza J., E., J.M. Crosslin y J.E. Upton. 2007. Association of *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Psyllidae) with “zebra chip”, a new potato diseases in Southwestern United States and Mexico. Journal of Economic Entomology 100: 656- 663.
- Nordlund D., A., W.J. Lewis, M.A. Altieri. 1988. Influences of plant produced allelochemicals on the host and prey selection behavior of entomophagous insects, pp. 65-90.
- Ohgushi, T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36: 81-105.
- Ojeda-Camacho M., L. Rodríguez, H. Niemeyer. 2001. Evaluación olfatométrica del parasitoide *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae), de diferentes proveniencias y niveles de experiencia de oviposición, frente a volátiles de plantas y de complejos planta-hospedero. Revista Chilena de Entomología 28: 63-70.
- Panda, N., Khush, G. A. 1995. *Host plant resistance to insects*. Cab International.
- Pare, P. W, and J. H. Tumlinson. 1997. Induced synthesis of plant volatiles. Nature 385: 30-31.
- Pletsch. D.J. 1947. The potato psyllid, *Paratrioza cockerelli* (Sulc.), its biology and control.

- Montana Agricultural Experimental Station Bulletin 446: 1-95.
- Poelman EH, Van Loon JJA, Dicke M. 2008. Consequences of plant defense for biodiversity at higher trophic levels. *Trends in Plant Sci.* 13: 534-541.
- Prevost G., Lewis W. J. 1990. Heritable differences in the response of the Braconid wasp *Microplitis croceipes* to volatile allelochemicals. *J. Insect Behav.* 3: 277–287.
- Price P.W., 2003. Macroevolutionary theory of macroecological patterns. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 3-287.
- Price, P. W., C.E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson, and A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Qiu, B. L., P. J. De Barro, and S. X. Ren. 2005. Development, survivorship and reproduction of *Eretmocerus* sp. nr. *furuhashii* (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on glabrous and non-glabrous host plants. *B. Entomol. Res.* 95: 313-319.
- Ramazan, C, and M. A. Heather. 2009. Effectiveness of parasitoids of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on cotton cultivars differing in leaf morphology. *FLA. Entomol.* 92.
- Ramírez-Ahuja, M. L., E. Rodríguez-Leyva, J. R. Lomeli-Flores, A. Torres-Ruiz, and A. W. Guzmán-Franco. 2016. Evaluating combine use of a parasitoid and a zoophytophagous bug for biological control of the potato psyllid, *Bactericera cockerelli*. *Journal of Pest Science*, submitted.
- Rasmy, A. H, and E. M. Elbanhawy. 1974. Behavior and bionomics of the predatory mite *Phytoseius plumifer* (Acarina:Phytoseiidae) as affected by physical surface features of host plant. *Entomophaga* 19:255-257.
- Reitz, S. R, and J. T. Trumble. 1997. Effects of linear furanocoumarins on the herbivore *Spodoptera exigua* and the parasitoid *Archytas marmoratus*: Host quality and parasitoid success. *Entomol. Exp. Appl.* 84: 9-16.
- Rodríguez-Saona, C., and C. Frost. 2010. New Evidence for a multi-functional role of herbivore-induced plant volatiles in defense against herbivores. *Plant Signal. Behav.* 5: 56-58.
- Rojas, P., E. Rodríguez-Leyva, R. R. Lomeli-Flores, and T. X. Liu. 2015. Biology and life

- history of *Tamarixia triozae*, a parasitoid of the potato psyllid *Bactericera cockerelli*. *BioControl*. 60: 27–35.
- Rose, U. S. R., A. Manukian, R. R. Heath, and J. H. Tumlinson. 1996. Volatile semiochemicals released from undamaged cotton leaves: A systemic response of living plants to caterpillar damage. *Plant Physiol.* 8: 487-495.
- Salerno, G., De Santis, F., Iacovone, A., Bin, F., Conti, E. 2013. Short-range cues mediate parasitoid searching behavior on maize: the role of oviposition-induced plant synomones. *Biological Control* 6: 247-254.
- Santos-Cervantes, M. E., J. A. Chávez-Medina, J. A. Fierro-Coronado, R. D. Ruelas-Ayala, M. A. Barreras-Soto, J. Méndez-Lozano y N. E. Leyva-López. 2007. First report of Candidatus "*Phytoplasma asteris*" infecting tomatillo (*Physalis ixocarpa*) in Sinaloa, México. *Plant Pathology* 56: 721.
- Schmitz, O. J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old field interaction webs. *Am. Nat.* 151: 327-342.
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J., Dicke, M. 2005. *Insect-plant biology* (No. Ed. 2). Oxford University Press.
- Steidle, J.L., VanLoon J.J VanLoon. 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108-3: 133-148.
- Steiner, A. A. 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant soil* 15:134-154.
- Storecak, G.M., H.F. Poppy, M.D.E.N. Vane Powell W. 2000. The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. *Entomol. Exp. Appli.* 97: 41- 46.
- Takabayashi, J., M. Dicke, M.A. Posthumus. 1991. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. *Chemoecology* 2: 1-6.
- Tamayo-Mejía, F., P. Tamez-Guerra, A. W. Guzmán-Franco, and R. Gomez-Flores. 2016. Developmental stage affects survival of the ectoparasitoid *Tamarixia Triozae* exposed to the fungus *Beauveria bassiana* *Bio. Control* 93: 30-36.

- Thumlinson, J., W.J. Lewis L.E.M. Vet. 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Scient. Am.* pp.100-106.
- Trumble, J.T. 1990. Vegetable insect control with minimal use of insecticides. *HortScience*, 25:159-164.
- Tscharntke, T, and A. Bradford. 2002. *Multitrophic Level Intereraction*. Cambrige University Press. 288.
- Turlings, T, and B. Benrey. 2001. Efectos de los metabolitos secundarios vegetales en el comportamiento y desarrollo de avispa parasitoides. In: Anaya AL, Espinosa-García FJ, Cruz-Ortega R. Ed. By México: Instituto de Ecología. 505-540.
- Turlings, T.C.J., J.H. Tumlinso, F.L. Eller, W.J. Lewis. 1991. Larval damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro-habitat of its hosts. *Entomol. Exp. Appl.* 58:75-82.
- Urbaneja, A., E. Sánchez, and P. A. Stansly. 2007. Life history of *Eretmocerus mundus*, a parasitoid of *Bemisia tabaci* on tomato and sweet pepper. *Bio. Control* 52: 25-39.
- Van Driesche, R.G., M. S. Hoddle., T. D. Center. 2007. *Control de Plagas y Malezas por Enemigos Naturales*. University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts, USA. 752 pp.
- van Haren RJF, Steenhuis MM, Sabelis MW, De Ponti OMW, 1987. Tomato stem trichomes and dispersal success of *Phytoseiulus persimilis* relative to its prey *Tetranychus urticae*. *Exp. Appl. Acarol.* 3: 115–121.
- Verkerk, R. H. J. 2004. Manipulation of tritrophic interactions for IPM, In: *Integrated Pest Management: Potential, Constraints and Challenges*. Koul O, Dhaliwal GS, Cuperus GW. Ed. By CAB International, Wallingford. 55-71.
- Vet, L. E. M., and M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
- Vinson SB. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21: 109-133.
- Vinson, S. B. 1984. How parasitoids locate their hosts: a case of insect espionage. *Insect communication* (Ed. By T. Lewis) pp. 325-348. London: Academic Press.
- Wajnberg, E. 1989. Analysis of variations of handling-time in *Trichogramma maidis*. *Entomophaga* 34: 397–407.
- Wegener R, Schulz S, Meiners T, Hadwich K, Hilker M. 2001. Analysis of volatiles induced

by oviposition of elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* on *Ulmus minor*. J. Chem. Ecol. 27: 499-515.

Weseloh, R. M. 1986. Artificial selection for host suitability and development length of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) parasite, *Cotesia malanoscela* (Hymenoptera: Braconidae). J. Econ. Entomol. 79: 1212–1216.

Yang, X. B., M. Campos-Figueroa, A. Silva, and D. C. Henne. 2015. Functional response, prey stage preference, and mutual interference of the *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) on tomato and bell pepper. J. Econ. Entomol. 25: 1–11.