

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO POSGRADO EN FITOSANIDAD ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

RESPUESTA OLFATIVA DEL DEPREDADOR Dicyphus

hesperus (HEMIPTERA: MIRIDAE) A VOLÁTILES DE

TOMATE INFESTADO CON Bactericera cockerelli

(HEMIPTERA: TRIOZIDAE)

JIMENA LIMA ESPINDOLA

TESIS

PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2017

La presente tesis titulada "RESPUESTA OLFATIVA DEL DEPREDADOR Dicyphus hesperus (HEMIPTERA: MIRIDAE) A VOLÁTILES DE TOMATE INFESTADO CON Bactericera cockerelli (HEMIPTERA: TRIOZIDAE)", realizada por la alumna Jimena Lima Espindola, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS FITOSANIDAD ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:

DR. ESTEBAN RODRÍGUEZ LEYVA

ASESOR:

DR. J. ŘEFUGIO LOMELI FLORES

ASESOR:

DR. JULIO C. VELÁZQUEZ GONZÁLEZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero de 2017

RESPUESTA OLFATIVA DEL DEPREDADOR Dicyphus hesperus (HEMIPTERA: MIRIDAE) A VOLÁTILES DE TOMATE INFESTADO CON Bactericera cockerelli (HEMIPTERA: TRIOZIDAE)

Jimena Lima Espindola, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

Varias especies de míridos utilizan volátiles, que liberan las plantas en respuesta a la alimentación del herbívoro, como mecanismo para localizar a su presa. *Dicyphus hesperus* (Hemiptera: Miridae) es un depredador zoofitófago con potencial para usarse como agente de control del psílido de la papa en tomate en invernadero. Este mírido es criado en plantas de tomate usando como suplemento de proteína huevos de Ephestia kuehniella (Lepidoptera: Pyralidae), pero su respuesta olfativa para detectar volátiles de plantas infestadas por la presa blanco (psílido de la papa) aún es desconocida. Tampoco se conoce el efecto que la experiencia de forrajeo puede tener en términos de detección de volátiles. El objetivo de este trabajo fue evaluar la respuesta olfativa de D. hesperus, con y sin experiencia de forrajeo, a los volátiles de plantas de tomate infestadas por B. cockerelli utilizando pruebas de olfatometría. Las hembras de D. hesperus mostraron una respuesta constante a los estímulos en los bioensayos, los insectos respondieron en el 97% de los casos. Las hembras sin experiencia no mostraron preferencia por plantas de tomate libre de plagas versus control (blanco), tampoco por plantas de tomate libre de plagas con huevos de *E. kuehniella* versus control (blanco). Sin embargo, fueron atraídas a volátiles de plantas de tomate libre de plagas con huevos de E. kuehniella versus planta libre de plagas. Las hembras sin experiencia mostraron una respuesta innata a plantas de tomate infestadas con psílido de la papa versus control (blanco), pero tal atracción no se detectó cuando los mismos volátiles fueron comparados a plantas de tomate libres de plagas o plantas de tomate libre de plagas con huevos de E. kuehniella. La experiencia de forrajeo de las hembras sobre plantas de tomate infestadas con psílido de la papa incrementó significativamente su respuesta, ya que la respuesta a volátiles de plantas infestadas fue 78% comparado con plantas libre de plagas, o plantas de tomate libre de plagas con huevos de E. kuehniella. Estos resultados y sus implicaciones en el control biológico por aumento se discuten en este trabajo.

Palabras clave: Psílido de la papa, control biológico, depredador generalista, infoquímicos.

OLFACTORY RESPONSE OF THE PREDATOR Dicyphus hesperus (HEMIPTERA: MIRIDAE) TO VOLATILES FROM TOMATO INFESTED BY Bactericera cockerelli (HEMIPTERA: TRIOZIDAE)

Jimena Lima Espindola, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

Several species of Miridae use volatiles that the plants release, in response of feeding herbivores, as a mechanism to locate its prey. Dicyphus hesperus (Hemiptera Miridae), which has some potential for combating the potato psyllid in greenhouse tomatoes, is reared on tomato plants using a supplement of Ephestia kuehniella (Lepidoptera: Pyralidae) eggs, but its olfactory response to detect volatiles of plant infested by its target prey (potato psyllid) are still unknown. Nor is the effect that the foraging experience can have in terms of detecting those volatiles. The objective of this study was to evaluate the olfactory response of D. hesperus females, with and without foraging experience (naïve), to the volatiles of tomato plants infested by potato psyllid using a Y-tube olfactometer. Females of *D. hesperus* showed a constant response to the stimuli in the bioassays, the insects responded in 97% of the cases. Naïve females did not show preference for non-infested tomato plant versus control (blank), nor for non-infested tomato plants with E. kuehniella eggs versus control (blank). Nevertheless, they were attracted to volatiles of non-infested tomato plant with E. kuehniella eggs versus non-infested plant. Naïve females showed an innate response to the tomato plant infested with the potato psyllid versus the control (blank), but such attraction was no detected when the same volatiles were compared to non-infested tomato plants or non-infested tomato plants with E. kuehniella eggs. The foraging experience of females on tomato plants infested with potato psyllid was decisive for the response, the response to volatiles from pest infested plants was 78% relative to non-infested plants, or non-infested plants with E. kuehniella eggs. The results and its implications for augmentative biological control are discussed.

Key words: Potato psyllid, biological control, generalist predator, info-chemicals, learning.

iii

A mi familia

... la tendencia a perseverar en el ser, implicada en la herencia, y la tendencia a aumentar el ser, implicada en la variación. La una es principio de estabilidad, la otra de progreso.

(José Ingenieros, "El hombre mediocre")

AGRADECIMIENTOS

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

Al Colegio de Postgraduados por permitirme realizar mis estudios de maestría y por brindarme sus instalaciones.

A Koppert México por financiar parte de esta investigación y por el material proporcionado.

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

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

Al Dr. Julio C. Velázquez González por aceptar formar parte de mi consejo, por sus comentarios y su tiempo.

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

Al Dr. Salvador Hernández Moreno, a la Dra. Nadia Salomé Gómez Domínguez y al Dr. Agustín Jesús Gonzaga Segura por sus acertados comentarios y por todos los conocimientos transmitidos.

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

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

CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN1
2.	OBJETIVO
3.	MATERIALES Y MÉTODOS4
	3.1. Plantas de tomate
	3.2. Cría de insectos
	3.3 Olfatómetro de tubo en Y
	3.4. Dicyphus hesperus con y sin experiencia de forrajeo
	3.5. Análisis estadístico
4.	RESULTADOS7
	4.1. Respuesta olfativa de <i>D. hesperus</i> a los volátiles de <i>E. kuehniella</i>
	4.2. Respuesta olfativa de <i>D. hesperus</i> sin experiencia previa de forrajeo a los volátiles de <i>B. cockerelli</i>
	8
	4.3. Respuesta olfativa de <i>D. hesperus</i> con experiencia previa de forrajeo a los volátiles de <i>B. cockerell</i>
	8
5.	DISCUSIÓN10
6.	CONCLUSIÓN13
7.	LITERATURA CONSULTADA

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Respuesta olfativa de Dicyphus hesperus a los volátiles de plantas de tomate sanas co	on
huevos de Ephestia kuehniella. Los números en las barras representan los depredadores que	se
desplazaron a cada fuente de volátiles. **P≤0.05, NS= No hay significancia (Prueba de X ²). NF	\ =
No respondieron	
Figura 2. Respuesta olfativa de Dicyphus hesperus, con y sin experiencia de forrajeo, sobre plant	as
de tomate infestadas con Bactericera cockerelli. Los números en las barras representan l	os
depredadores que se desplazaron a cada fuente de volátiles. ***P<0.01, **P≤0.05, NS= No h	ay
significancia (Prueba de X ²). NR= No respondieron	

1. INTRODUCCIÓN

En varios países europeos se están utilizando míridos depredadores generalistas para el control de plagas en invernadero, estos insectos se caracterizan por ser zoofitófagos es decir que se alimentan de plantas e insectos (Castañé et al., 2011; Calvo et al., 2012). Aunque son depredadores generalistas, se emplean en el combate de insectos de cuerpo blando, como mosca blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius), trips, pulgones y recientemente para el combate de algunos lepidópteros como *Tuta absoluta* Meyrick (Castañé et al., 2011). En México se realizaron evaluaciones que indican que el mírido *Dicyphus hesperus* Knight, nativo de México y EE.UU., se alimenta de estados inmaduros de psílido de la papa, *Bactericera cockerelli* Sulcer (Hemiptera: Triozidae), y tiene potencial para ser incluido en el manejo de esta plaga (Calvo et al., 2016; Ramírez-Ahuja et al., 2017). El psílido es una plaga primaria en tomate, papa y chile en varios países del mundo (Butler y Trumble, 2012). Es probable que este depredador, al igual que muchos enemigos naturales, utilice diferentes estrategias para localizar a su presa y las señales químicas pueden ser una de las fuentes primarias de información (Tumlinson et al., 1993; Turlings et al., 1993).

Los enemigos naturales pueden utilizar volátiles de plantas inducidos por herbivoría, liberados por plantas dañadas, como señales para localizarlas aunque también pueden depender de los olores de la presa, y de plantas hospederas asociadas (Dicke, 1994; Dicke, 1999; Dicke y Vet, 1999; Sabelis et al., 1999; Moayeri, 2006). El uso de tales compuestos volátiles orgánicos aumenta la forma adaptativa de depredación, e incrementa la eficiencia mediante la reducción del tiempo de búsqueda y el aumento de las tasas de depredación (Vet y Dicke, 1992; Shimoda y Dicke, 2000; Allison y Hare, 2009). Por lo tanto, una de las características adaptativas más importantes de los enemigos naturales es su capacidad de aprendizaje asociativo. Al aprender a asociar los volátiles inducidos con la presencia de su presa, o de su hospedero, pueden responder positivamente a las señales químicas y visuales (Lewis y Tumlinson, 1988; Vet y Dicke, 1992; Allison y Hare, 2009), lo que puede incrementar su eficiencia de búsqueda (Glinwood et al., 2011).

Aunque aún falta evidencia experimental, se piensa que la capacidad de aprendizaje es más importante en depredadores generalistas que en especialistas, ya que estos últimos responden más a compuestos volátiles de manera innata, mientras que los otros utilizan más señales generales (Steidle y van Loon, 2003). Los míridos depredadores utilizan volátiles como mecanismo para localizar a su presa (Moayeri et al., 2007; Lins et al., 2014), y se conoce que las diferentes especies de míridos pueden responder de formas diversas a los volátiles emitidos por el complejo planta-presa (Moayeri et al., 2007; Lins et al., 2014). Por ejemplo Mcgregor y Gillespie (2004) reportaron que *D. hesperus* es atraído a plantas infestadas por *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae) pero no a plantas infestadas por *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Por otra lado, el mírido *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) mostró una preferencia innata por plantas de tomate infestadas por larvas de *T. absoluta* y todos los estados de mosca blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae), pero *Macrolophus pygmaeus* Rambour mostró preferencia solo después de recibir experiencia de forrajeo en plantas infestadas con la plaga (Lins et al., 2014).

Debido a que actualmente la cría comercial de *D. hesperus* se desarrolla sobre plantas de tomate y provisión de huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), existen algunas preguntas de ecología básica que pueden abordarse usando el modelo *D. hesperus* y psílido de la papa. Por ejemplo ¿hay influencia del método de cría en la respuesta del depredador a volátiles del fitófago blanco?, ¿la experiencia de forrajeo modifica la respuesta del enemigo natural a los volátiles provocados por herbivoría? Entonces la premisa del presente trabajo es: si se mejora el entendimiento de la relación específica de *D. hesperus* con el psílido de la papa se podría aprovechar mejor el potencial de esta especie en el control biológico aplicado.

2. OBJETIVO

El presente estudio estableció el objetivo de evaluar la respuesta olfativa de *Dicyphus hesperus* criado en plantas de tomate, con y sin experiencia de forrajeo, a los volátiles de plantas de tomate infestadas por *Bactericera cockerelli*.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Plantas de tomate

En todos los experimentos se utilizaron plantas de tomate (*Solanum lycopersicon* L.) variedad Río Grande de 45 días de edad. Éstas se establecieron en macetas de plástico (3 L) con sustrato Promix® y tezontle en una proporción de 1:3 (V/V). Desde la siembra hasta los 50 días de edad, las plantas fueron fertilizadas con una solución nutritiva (Steiner, 1961). Las plantas se mantuvieron dentro de una jaula entomológica (5 x 3 x 3 m) cubierta con organza, para prevenir la infestación por algún insecto, en condiciones de invernadero (23 \pm 7 °C, 70 \pm 10 % HR).

3.2. Cría de insectos

El psílido de la papa se obtuvo de la cría mantenida por Koppert México usando la metodología descrita por Luna-Cruz et al. (2015) desde 2010. Los adultos de *B. cockerelli* se colocaban en una jaula entomológica (90 x 90 x 95 cm), cubierta con tela de organza, sobre plantas de tomate por una semana en invernadero (23 \pm 7 °C, 70 \pm 10 % HR). Luego se retiraban las plantas y se transferían a una nueva jaula; esta metodología se repitió con el fin de obtener los insectos que se necesitaban en cada ocasión.

Para la cría e incremento de *D. hesperus* se utilizaron 100 insectos proporcionados por Koppert México. Los adultos se liberaron sobre plantas de tomate de 60 días de edad en jaulas entomológicas (90 x 90 x 95 cm) cubiertas con tela de organza, su alimentación se complementaba semanalmente con 5 cm³ de huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) ENTOFOOD® (Koppert Biological Systems, Berkel en Rodenrijs, The Netherlands), y se mantuvo en condiciones de invernadero (23 \pm 7 °C, 70 \pm 10 % HR). Cuando se desarrollaron los experimentos, la colonia del mírido tenía al menos 25 generaciones en este sistema de cría.

3.3 Olfatómetro de tubo en Y

La respuesta de *D. hesperus* a volátiles se evaluó en un olfatómetro de vidrio de borosilicato (2 cm de diámetro) de dos vías en forma de "Y". El brazo principal de 16 cm de longitud y

los brazos laterales de 14 cm de longitud (con un ángulo de 70°). El olfatómetro se colocó verticalmente como en otros estudios con míridos depredadores de la tribu Dicyphini (Ingegno et al., 2013; Lins et al., 2014). El flujo de aire se proporcionó mediante una bomba de aire seco (Elite® 801), la cual se conectó a una trampa de carbón activado (Orbo®) (100 – 1000 mL/min) y a una trampa de agua, antes de alcanzar el recipiente de vidrio (fuente de olor); el flujo se ajustó con un flujómetro (Cole-Parmer®) a 200 mL/min. Cada brazo del olfatómetro se conectó a un recipiente de vidrio de borosilicato de 15 L de volumen (42 cm de alto por 24 cm de diámetro), donde se colocaba la fuente del volátil. Los recipientes de vidrio con la fuente de volátiles fueron cubiertos con un panel negro el cual prevenía que el mírido detectara algún estímulo visual de la planta. En cada caso se utilizó siempre una sola planta en cada recipiente de vidrio.

Para la evaluación de los tratamientos (estímulos) se observó la respuesta individual de 50 hembras. Cada hembra se observó durante 10 min, y se registró su desplazamiento hacia algún brazo del olfatómetro. Se consideró como respuesta si la hembra recorría más de 8 cm de la longitud del brazo en dirección de una fuente de estímulo (Lins et al., 2014). Las hembras que no respondieron en 10 min fueron sustituidas por otras y no fueron incluidas en el análisis. Todas las observaciones se realizaron de 13:00 a 15:00 h.

En todos los experimentos se utilizaron hembras de 7-15 días de edad que habían copulado. Todos los míridos utilizados en los experimentos se mantuvieron en un recipiente de plástico durante 24 h sin alimento (no planta y no insectos), con una mecha de algodón con agua. Luego recibieron un acondicionamiento de 4 h en oscuridad bajo condiciones controladas $(25 \pm 1 \, ^{\circ}\text{C}, 70 \pm 5 \, \% \, \text{HR})$ antes de la prueba de olfatometría. El acondicionamiento se realizó para mejorar su respuesta (VanLaerhoven et al., 2003), en algunos experimentos preliminares (datos no publicados) se corroboró la respuesta consistente del mírido en el olfatómetro. Después de probar cinco hembras individualmente las fuentes de volátiles se rotaron, entre el lado izquierdo y derecho de los brazos, para minimizar el sesgo de posición. Después de evaluar diez individuos, el olfatómetro y los recipientes de vidrio se lavaron con jabón neutro $(2\,\%)$ y cloruro de metileno. Los bioensayos se realizaron en una habitación a $25 \pm 2\,^{\circ}\text{C}$, $70 \pm 5\,\%$ HR y a $60\,\text{lm/f}^2$.

Fuentes de volátiles evaluadas

- i. Recipiente de vidrio con aire (blanco) *versus* recipiente de vidrio con aire (blanco).
- ii. Volátiles emitidos por una planta de tomate libre de plagas *versus* blanco.
- iii. Volátiles emitidos por una planta de tomate libre de plagas con 1 cm³ de huevos de *E. kuehniella versus* blanco.
- iv. Volátiles emitidos por una planta de tomate libre de plagas con 1 cm³ de huevos de *E. kuehniella versus* planta de tomate libre de plagas.
- v. Volátiles emitidos por una planta de tomate infestadas con psílido (30 psílidos por planta por 12 días) *versus* blanco.
- vi. Volátiles emitidos por una planta de tomate infestada con psílido (30 psílidos por planta por 12 días) *versus* planta de tomate sin infestación.
- vii. Volátiles emitidos por una planta de tomate infestada con psílido (30 psílidos por planta por 12 días) *versus* planta de tomate libre de plagas con 1 cm³ de huevos de *E. kuehniella*.

3.4. Dicyphus hesperus con y sin experiencia de forrajeo

Los depredadores se mantuvieron sobre plantas de tomate con huevos de *E. kuehniella*. Aquellos que no tuvieron contacto con el psílido de la papa se consideraron sin experiencia de forrajeo. Los míridos con experiencia en forrajeo fueron aquellos que se colocaron en plantas de tomate con psílidos durante 72 h previas a los ensayos, y se mantuvieron en jaulas cubiertas con tela organdí (35 x 35 x 60 cm) en condiciones de invernadero (23 \pm 7 °C, 70 \pm 10 % HR).

3.5. Análisis estadístico

Los datos se analizaron utilizando el modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y función logit link (regresión logística). La variable respuesta fue la proporción de insectos que respondieron a cada tratamiento y un tamaño de muestra igual al número de individuos evaluados. Se realizó un GLM binomial separado para cada experimento. La significancia de la respuesta se determinó mediante la prueba de la desviación del tratamiento contra la distribución de la $\chi 2$. Los análisis permitieron probar la hipótesis de que la distribución de opciones entre pares de olores se desviaría de un modelo nulo en el que las

fuentes de olor serían seleccionadas con la misma frecuencia. Todos los análisis se realizaron utilizando Gent Stat ver 8.0 (Payne et al., 2005).

4. RESULTADOS

El sistema de olfatometría utilizado en este estudio funcionó correctamente. Durante el desarrollo de los ensayos la proporción de D. hesperus que respondió a algún tipo de estímulo alcanzó 97.1%, y no se presentó preferencia por algún brazo del olfatómetro cuando se probó blanco vs blanco $(X^2_1=0.5149, P=0.473)$.

4.1. Respuesta olfativa de D. hesperus a los volátiles de E. kuehniella

Las hembras de *D. hesperus* no mostraron preferencia por los volátiles liberados por la planta *versus* aire (X^2_1 =1.473, P=0.225). Tampoco se observaron diferencias significativas en la combinación planta con huevos de *E. kuehniella versus* aire (X^2_1 =3.468, P=0.063). En el ensayo de planta con huevos de *E. kuehniella versus* planta libre de plagas se encontró preferencia por la primera fuente de olor (X^2_1 =6.064, P=0.014), (Figure 1).

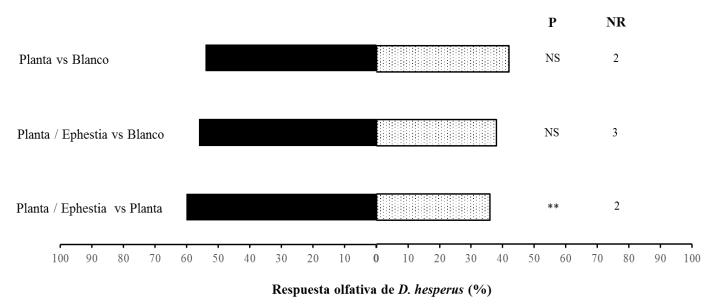


Figura 1. Respuesta olfativa de *Dicyphus hesperus* a los volátiles de plantas de tomate sanas con huevos de *Ephestia kuehniella*. Los números en las barras representan los depredadores que se desplazaron a cada fuente de volátiles. ** $P \le 0.05$, NS= No hay significancia (Prueba de X^2). NR= No respondieron.

4.2. Respuesta olfativa de *D. hesperus* sin experiencia previa de forrajeo a los volátiles de *B. cockerelli*.

Las hembras de *D. hesperus* sin experiencia en forrajeo mostraron atracción a volátiles de planta infestada por psílidos *versus* aire (X^2_1 =6.064, P=0.014). En la combinación planta infestada con psílido de la papa *versus* planta, no se encontró preferencia por algún tratamiento (X^2_1 =2.679, P=0.102). De igual forma, no se encontró diferencia entre la planta infestada con *B. cockerelli versus* planta con huevos de *E. kuehniella* (X^2_1 =1.443, Y=0.230) (Figura 2).

4.3. Respuesta olfativa de *D. hesperus* con experiencia previa de forrajeo a los volátiles de *B. cockerelli*

D. hesperus con experiencia previa de forrajeo mostró preferencia por los volátiles de planta con psílido *versus* aire (X^2_1 =15.128, P≤0.001). También hubo diferencias altamente significativas entre la preferencia por la planta infestada por el psílido de la papa *versus* planta libre de plaga (X^2_1 =31.480, P≤0.001). Cuando se comparó los volátiles de planta infestada con *B. cockerelli versus* planta con huevos de *E. kuehniella*, la preferencia por la planta infestada fue altamente significativa (X^2_1 =33.247, P≤0.001) (Figure 2). En resumen *D. hesperus* con 72 h de experiencia previa de forrajeo mostró una clara preferencia a los volátiles de plantas infestadas con psílido de la papa.

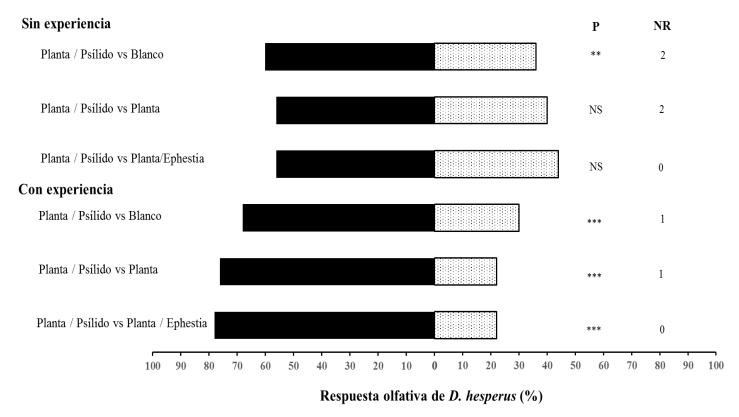


Figura 2. Respuesta olfativa de *Dicyphus hesperus*, con y sin experiencia de forrajeo, sobre plantas de tomate infestadas con *Bactericera cockerelli*. Los números en las barras representan los depredadores que se desplazaron a cada fuente de volátiles. ***P<0.01, **P<0.05, NS= No hay significancia (Prueba de X^2). NR= No respondieron.

5. DISCUSIÓN

Las hembras de *D. hesperus* no fueron atraídas a los volátiles liberados por las plantas de tomate libres de plagas. Esta situación ocurrió aunque esas hembras se habían criado en plantas de tomate. En este caso se debe enfatizar que los estímulos químicos que atraen a los depredadores en muchas ocasiones no se originan de las plantas sin daño, o de la presa misma, pero sí de la planta donde se alimenta la presa o por plantas dañadas por conspecíficos, situación que se ha documentado con el mírido *Nesidiocoris tenuis* (Lins et al., 2014).

Por otro lado, el depredador *D. hesperus* mostró preferencia a volátiles de plantas libre de plagas con la presencia de huevos de *E. kuehniella* sólo cuando se compararon con plantas libres de plagas. Mcgregor y Gillespie (2004) encontraron que el mírido *Macrolophus pygmaeus* Rambour no respondió a los volátiles de huevos de *Tuta absoluta* (Meyrick). Ellos atribuyeron este comportamiento a que tal vez la cantidad de huevos que colocaron sobre la planta no fue suficiente para que la planta desencadenara su sistema defensivo y liberara algún volátil. Esta situación parece un razonamiento lógico, y se podría pensar que los huevos de *E. kuehniella* sobre las plantas de tomate probablemente tampoco desencadenaron alguna emisión significativa de volátiles por parte de la planta. No obstante, en nuestro estudio se ofreció 1 cm³ de huevos de *E. kuehniella* por planta. Entonces es posible que esta cantidad de huevos pueda producir por si sola algún tipo de volátiles a los que *D. hesperus* respondió en el olfatómetro, aunque no haya habido señales de las plantas.

Nuestros resultados demostraron que *D. hesperus* sin experiencia de forrajeo fue atraído significativamente a los volátiles de plantas infestadas con psílido de la papa versus aire, lo cual podría ser una respuesta innata como la encontrada en míridos como *N. tenuis* y *M. pygmaeus* sobre plantas de tomate con huevos y larvas de *Tuta absoluta* (Lins et al., 2014). El aprendizaje olfatorio de *D. hesperus* ha sido documentado desde hace pocos años (Mcgregor y Gillespie, 2004), y aun no comprendemos completamente porque la respuesta innata a plantas de tomate con psílido de la papa solo se muestra cuando se compara contra aire. Podría ser que la concentración de volátiles fue más detectable en ausencia de algún otro estímulo en el olfatómetro.

Las hembras de *D. hesperus* con experiencia mostraron una respuesta altamente significativa por plantas infestadas por la plaga. Esta respuesta se puede atribuir a que los depredadores

realizan su decisión de forrajeo con base a las condiciones predominantes y experiencias recibidas durante toda su vida (Steidle y van Loon, 2003). La respuesta de D. hesperus con experiencia a los volátiles liberados por el complejo presa-planta concuerda con la evidencia de que depredadores generalistas utilizan infoquímicos, y que su uso en la búsqueda de alimento es una estrategia adaptativa. En consecuencia, en muchos casos el uso de infoquímicos debe ser más adaptativo que el uso de otras señales, debido a que las señales químicas se liberan más persistentemente que la del sonido y son más trazables para los insectos, a través de distancias, que las señales visuales (Shimoda y Dicke, 2000). Además, la información emitida por las plantas dañadas por herbívoros pueden ser un indicador confiable de la identidad del herbívoro (Shimoda y Dicke, 2000; Steidle y van Loon, 2003; Moayeri, 2006, Ode, 2013), y así en un ambiente dominado por hojas verdes, el olfato antes que la visión, les permite discriminar entre plantas dañadas y no dañadas (Turlings y Benrey, 2001; Wajnberg y Colazza, 2013). Aunado a lo anterior, se conoce que las plantas infestadas con B. cockerelli pueden ser atractivas al mírido depredador debido a que muchos insectos chupadores, al alimentarse del floema, inician los caminos defensivos de la planta liberando ácido salicílico, compuesto atractivo para varios depredadores (Ode, 2013).

Dicyphus hesperus presentó un comportamiento de forrajeo plástico y su preferencia fue afectada después de 72 h de experiencia, incrementando su respuesta a infoquímicos con nuevas experiencias del complejo planta-presa (Bradleigh, 1984; Dicke y Sabelis, 1988; Dicke et al., 1990; Glinwood et al. 2011) y aprendió a reaccionar a infoquímicos asociados con la presencia de la presa. Este comportamiento de respuesta, después de un periodo de forrajeo, se ha documentado en especies relacionadas como el mírido depredador Macrolophus pygmaus; este mírido fue atraído a volátiles de plantas infestadas con B. tabaci y a larvas de Tuta absoluta sólo cuando tuvieron 24 h de experiencia de forrajeo (Lins et al., 2014). Lo que sugiere que cada población de enemigos naturales toma experiencia en diferentes ambientes y es más exitosa en el ambiente en el que fue expuesta (Steidle y van Loon, 2003; Allison et al., 2009). Quizá por esta razón esta respuesta debería recibir más atención en trabajos futuros. Es probable que entendiendo mejor esta relación, en el mediano plazo, se podría contribuir a mejorar el uso de los agentes de control biológico en invernadero y si se comprueba que tiene ventajas en invernadero y campo, inducir el forrajeo antes de la liberación. Algunos estudios han demostrado que periodos cortos de exposición (14 h) para

antocóridos pueden ser suficientes para su sensibilización (Drukker et al., 2000), y la idea de ofrecer volátiles de manera natural o sintética en una cría masiva de agentes de control biológico para mejorar su eficiencia en campo es una posibilidad potencial que se debe seguir estudiando (Carvalho et al., 2011).

6. CONCLUSIÓN

Al mantener la cría de *D. hesperus* en plantas de tomate, usando como suplemento los huevos de *E. kuehniella*, no se afectó la respuesta olfatoria a volátiles de plantas de tomate infestadas por el psílido de la papa. Esta especie y su respuesta incrementaron la evidencia de que un mírido depredador aprende a responder a los volátiles producidos por las plantas infestadas por herbívoros (presas). Las hembras de *D. hesperus* sin experiencia no mostraron una preferencia a volátiles de plantas de tomate libre de plagas, pero si una reacción innata a ciertos estímulos de plantas de tomate infestadas con psílido. *D. hesperus* con experiencia de forrajeo sobre la presa aseguró la respuesta a volátiles de la planta de tomate con presencia del psílido de la papa. Lo que indica que la experiencia juega un papel importante y, probablemente, pudiera incrementar la eficiencia de búsqueda de este depredador.

7. LITERATURA CONSULTADA

- Allison, J.D., Hare, J.D., 2009. Learned and naïve natural enemy response and the interpretation of volatile organic compounds as cue or signal. New Phytol. 184, 768-782.
- Bradleigh, S.V., 1984. Predators, parasites and prey: Parasitoid-host relationship, in: Bell, W.J., Cardé, R.T. (Eds.), Chemical ecology of insects. Springer Science & Business Media., New York, pp. 205-222.
- Butler, C.D., Trumble, J.T., 2012. The potato psyllid, *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae) life history, relationship to plant diseases, and management strategies. Terr. Arthropod. Rev. 5, 87-111.
- Calvo, F.J., Lorente, M.J., Stansly, P.A., Belda, J.E., 2012. Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisa tabaci* in green-house tomato. Entomol. Exp. Appl. 143, 111-119.
- Calvo, F.J., Torres-Ruiz A., Velázquez-González J.C., Rodríguez-Leyva, E., Lomeli-Flores, J.R., 2016. Evaluation of *Dicyphus hesperus* for biological control of sweet potato whitefly and potato psyllid on greenhouse tomato. Biocontrol 61, 415-424.
- Castañé, C., Arnó, J., Gabarra, R., Alomar, O., 2011. Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. Biol. Control 59, 22-29.
- Carvalho, L.M., Bueno, V.H.P., Castañé, C., 2011. Olfactory response towards its prey *Frankliniella occidentalis* of wild and laboratory-reared *Orius insidiosus* and *O. laevigatus*. J Appl Entomol 135, 177-183.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. Neth. J. Zool. 38, 148-165.
- Dicke, M., Van der Maas, K.J., Takabayashi, J., Vet, L.E.M., 1990. Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. Proc. Exp. Appl. Entomol. 1, 31-37.
- Dicke, M., 1994. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant-carnivore mutualism. J. Plant Physiol. 143, 465-472.
- Dicke, M., 1999. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? Entomol. Exp. Appl. 91, 131-142.
- Dicke, M., Vet, L.E.M., 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore, in: Olff, H., Brown, V.K., Drent, R.H. (Eds.), Herbivores: between plants and predators. Blackwell Science., Oxford, pp 483–520.
- Dicke, M., van Loon, J.J.A., 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. Entomol. Exp. Appl. 97, 237-249.
- Drukker, B., Bruin, J., Sabelis, M. W., 2000. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induce plant volatiles with presence or absence of prey. Physiol Entomol 25, 260-265.

- Glinwood, R., Ahmed, E., Ovarfordt, E., Ninkovic, V., 2011. Olfactory learning of plant genotypes by a polyphagous insect predator. Oecol. 166,637-647.
- Ingegno, B.L., Ferracini, C., Gallinotti, D., Alma, A., Tavella, L., 2013. Evaluation of the effectiveness of *Dicyphus errans* (Wolff) as predator of *Tuta absoluta* (Meyrick). Biol. Control 67, 246–252.
- Lewis, W.J., Tumlinson, J.H., 1988. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. Nature 331, 257-259.
- Lins, J.C., van Loon, J.J.A., Bueno, V.H.P., Lucas-Barbosa, D., Dicke, M., van Lenteren, J.C., 2014. Response of the zoophytophagous predators *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* to volatiles of uninfested plants and to plants infested by prey or conspecifics. Biocontrol 59, 707-718.
- Luna-Cruz, A., Rodríguez-Leyva, E., Lomeli-Flores, J.R., Ortega-Arenas, L.D., Bautista-Martínez, N., Pineda, S., 2015. Toxicity and residual activity of insecticides against *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae). J. Econ. Entomol. 108, 2289-2295.
- McGregor, R.R., Gillespie, D.R., 2004. Olfactory responses of the omnivorous generalist predator *Dicyphus hesperus* to plant and prey odours. Entomol. Exp. Appl. 112, 201-205.
- Moayeri, H.R.S., Ashouri, A., Brodsgaard, H.F., Enkegaard, A., 2006. Odour-mediated responses of a predatory mirid bug and its prey, the two-spotted spider mite. Exp. Appl. Acarol. 40, 27-36.
- Moayeri, H.R.S., Ashouri, A., Poll, L., Enkegaard, A., 2007. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. J. Appl. Entomol. 131, 326-332.
- Ode, P.J., 2013. Plant defences and parasitoid chemical ecology, in: Wajnberg, E., Colazza S. (Eds.), Chemical Ecology of Insect Parasitoids. Wiley-Blackwell., Oxford. pp. 11-25.
- Payne, R. W., Murray, D. A., Harding, S. A., Baird, D. B., Soutar, D. M., 2005. GenStat for Windows Introduction Hemel Hempstead, United Kingdom.
- Ramírez-Ahuja, M.L., E. Rodríguez-Leyva, J. R. Lomeli-Flores, A. Torres-Ruiz and A. W. Guzmán-Franco. 2017. Evaluating combined use of a parasitoid and a zoophytophagous bug for biological control of the potato psyllid, *Bactericera cockerelli*. Biological Control 106, 9-15.
- Sabelis, M.W., Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M., Bruin, J., Drukker, B., Scutareanu, P., 1999. Behavioural responses of predatory and herbivorous arthropods to induced plant volatiles: from evolutionary ecology to agricultural applications, in: Agrawal, A., Tuzun, S., Bent, E. (Eds.), Induced plant defenses against pathogens and herbivores. American Phytopathological Society, St Paul., Minnesota. pp. 269-296.
- Shimoda, T., Dicke, M., 2000. Attraction of a predator to chemical information related to nonprey: when can it be adaptive? Behav. Ecol. 11, 606-613.

- Steidle, J.L.M., van Loon, J.J.A., 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. Entomol. Exp. Appl. 108, 133-148.
- Tumlinson, J.H., Lewis, W.J., Vet, L.E.M., 1993. How parasitic wasps find their hosts. Sci. Am. 268, 100-106.
- Turlings, T.C.J., Wäckers, F.L., Vet, L.E.M., Lewis, W.J., Tumlinson, J.H., 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous paratoids, in: Papaj, D.R., Lewis, A.C. (Eds.), Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives. Chapman and Hall., New York. pp. 51-78.
- Turlings, T.C.J., Benrey, B., 2001. Efecto de los metabolitos secundarios vegetales en el comportamiento y desarrollo de avispas parasitoides, in: Anaya, A.L., Espinosa-García, F.J., Cruz-Ortega, R. (Eds.), Interacciones Químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su aplicación. UNAM y Plaza y Valdez., D.F, pp. 505-540.
- VanLaerhoven, S.L., Gillespie, D.R., Roitberg, B.D., 2003. Diel activity patternand predation rate of the generalist predator *Dicyphus hesperus*. Entomol. Exp. Appl., 107, 149-154.
- Vet, L.E.M., Dicke, M., 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annu. Rev. Entomol. 37, 141–172.
- Wajnberg, E., Colazza, S., 2013. Chemical ecology of insect parasitoids: towards a new era in: Wajnberg, E., Colazza S. (Eds.), Chemical Ecology of Insect Parasitoids. Wiley-Blackwell., Oxford. pp. 1-4.