

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN FITOSANIDAD

ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

INTERACCIÓN DE DOS PARASITOIDES (HYMENOPTERA: FIGITIDAE) SOBRE *Drosophila suzukii* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) EN MÉXICO

JORGE ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

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

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

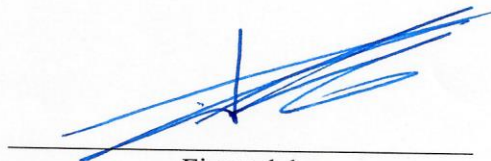
2019

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

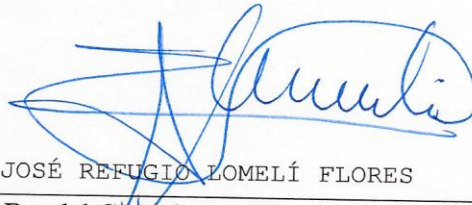
En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe JORGE ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor DR. JOSÉ REFUGIO LOMELI FLORES, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis INTERACCIÓN DE DOS PARASITOIDES (HYMENOPTERA: FIGITIDAE) SOBRE *Drosophila suzukii* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) EN MÉXICO

y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 29 de JULIO de 2019



Firma del
Alumno (a)



DR. JOSÉ REFUGIO LOMELÍ FLORES

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: INTERACCIÓN DE DOS PARASITOIDES (HYMENOPTERA: FIGITIDAE) SOBRE *Drosophila suzukii* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) EN MÉXICO realizada por el (la) alumno (a): Jorge Antonio Sánchez González bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

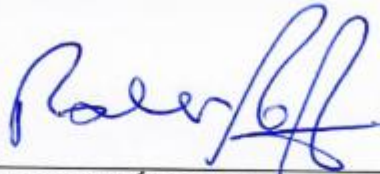
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO (A)



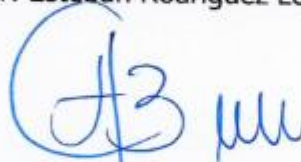
Dr. José Refugio Lomelí Flores

ASESOR (A)



Dr. Esteban Rodríguez Leyva

ASESOR (A)



M.C. Hugo Cesar Arredondo Bernal

Montecillo, Texcoco, Estado de México, julio de 2019

INTERACCIÓN DE DOS PARASITOIDES (HYMENOPTERA: FIGITIDAE) SOBRE *Drosophila suzukii* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) EN MÉXICO

Jorge Antonio Sánchez González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN

El cultivo de frutillas es una actividad agroalimentaria que en México genera divisas por alrededor de \$1.5 mil millones de USD anuales y empleo a miles de trabajadores. *Drosophila suzukii* se considera una de las plagas más importantes de estos cultivos en el mundo por el daño directo que genera. Mundianamente se está explorando la inclusión de agentes de control biológico para su combate. A la fecha, hay dos especies (*Leptopilina boulardi* y *Ganaspis brasiliensis*), parasitoides de larva de *Drosophila* spp., registrados en México, pero se desconoce cuál es la capacidad de parasitismo sobre *D. suzukii*. Los objetivos de este trabajo fueron determinar si poblaciones de *L. boulardi* y *G. brasiliensis* colectadas en México pueden parasitar y completar su desarrollo sobre *D. suzukii*; y si había preferencia por parasitar *D. suzukii* o *D. Melanogaster*, ya que ambas especies coexisten en el mismo ambiente. En ensayos de laboratorio se evaluó el parasitismo, supervivencia y preferencia de ambos parasitoides en estos huéspedes. Ambas especies parasitaron a *D. suzukii*, pero sus larvas no completaron el desarrollo. Adicionalmente, en la prueba de elección, ambos parasitoides prefirieron ovipositar sobre *D. melanogaster* que sobre *D. suzukii* en una proporción de 2:1. Aunque ambos parasitoides no completan su desarrollo sobre *D. suzukii*, si provocan su muerte por oviposición, y podrían mantener sus poblaciones sobre *D. melanogaster*, ya que ambas especies de drosófilidos están presentes en el mismo hábitat.

Palabras clave: *Leptopilina boulardi*, *Ganaspis brasiliensis*, encapsulación,

INTERACTION OF TWO PARASITIDS (HIMENOPTERA: FIGITIDAE) ON
Drosophila suzukii (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) IN MEXICO

Jorge Antonio Sánchez González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2019

ABSTRACT

Berry production is an agricultural economic activity that generates in Mexico foreign exchange of around \$1.5 billion USD per year, and employs thousands of workers. *Drosophila suzukii* is considered one of the most important pest of berries pests in the world due to direct damage on the fruits; and the inclusion of a biological control agents for its control is being explored in countries where the pest was introduced recently. To date there are two species larval parasitoids (*Leptopilina boulardi* and *Ganaspis brasiliensis*) of *Drosophila* spp. registered in Mexico, but it is unknown the response of *D. suzukii* to the attack by these parasitoids. Then, the objective of this work was to determine if Mexican populations of *L. boulardi* and *G. brasiliensis* can parasitize and complete their development on *D. suzukii*; as well as to determine if there is a preference for parasitizing *D. suzukii* or *D. melanogaster*. In laboratory tests, parasitism, survival and preference of both parasitoids were evaluated in those host species. Although, both species parasitized *D. suzukii*, their larvae did not complete the development. Additionally, in the choice test, both species preferred to oviposit on *D. melanogaster* when compared with *D. suzukii* in a ratio of 2:1. Although both parasitoids did not complete their development on *D. suzukii*, they may cause their death by the action of oviposition and could maintain their populations on *D. melanogaster*, since both species of drosophilids are present in the same habitat.

Key words: *Leptopilina boulardi*, *Ganaspis brasiliensis*, encapsulation.

DEDICATORIA

A Dios porque siempre ha estado de mi lado y me ha dado la dicha de culminar este proyecto, me ha permitido disfrutar y valorar el esfuerzo y amor de mis padres, el cariño y la lealtad de mi familia, la experiencia y dedicación de mis maestros, así como la bondad y alegría de mis amigos.

A mi familia, mis padres, mis hermanos, mi esposa, mis hijos, mis sobrinas, los amo, son los más importante para mí.

A los productores agrícolas de México porque es para ellos mi trabajo, el que realizo con la esperanza de aportar un granito de arena a la sanidad y desarrollo del campo mexicano.

AGRADECIMIENTOS

A mi país, por brindarme la oportunidad de formarme académica y profesionalmente, lo que me hace sentir un profundo orgullo de ser mexicano.

Al Colegio de Postgraduados y al Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria, dos instituciones referentes en la fitosanidad, por permitirme desarrollar mi vocación.

A mi consejo particular, presidido por el Dr. J. Refugio Lomeli Flores, al Dr. Esteban Rodríguez Leyva y al M.C. Hugo Cesar Arredondo Bernal, así como a mi sinodal el Dr. Hector González Hernández quienes como académicos y profesionales los admiro y fue un honor ser su alumno.

Al Dr. Francisco Javier Trujillo Arriaga, al Dr. José Abel López Buenfil y al Dr. Clemente de Jesús García Ávila por impulsar, gestionar y materializar el proyecto de maestría para integrantes de SENASICA, y por haber confiado en mí para formar parte de este proyecto.

A mis compañeros del Departamento de Insectos Entomófagos del Centro Nacional de Referencia de Control Biológico en Tecomán, Colima, por su apoyo, amistad y confianza.

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVO GENERAL	3
2.1. Objetivos específicos	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA	3
3.1. Producción de frutillas en México y el mundo	4
3.1.1. Superficie	5
3.1.2. Limitantes	5
3.2. La Mosca del Vinagre de Alas Manchadas	6
3.2.1. Origen y distribución	7
3.2.2. Biología y ciclo de vida	8
3.2.3. Descripción morfológica	12
3.2.4. Daños	13
3.2.5. Monitoreo de la plaga	13
3.2.6. Control cultural	14
3.2.7. Control químico	15
3.2.8. Control biológico	16
3.3. Los Parasitoides <i>Ganaspis brasiliensis</i> y <i>Leptopilina bouvardi</i>	18
3.3.1. Origen y distribución	18
3.3.2. Biología y ciclo de vida	18
3.3.3. Descripción morfológica de los adultos	24
4. MATERIALES Y MÉTODOS	27
4.1. Material biológico	27
4.2. Supervivencia de parasitoides en diferente especie de huésped	27
4.3. Pruebas de elección	29
4.4. Análisis de datos	29

5.	RESULTADOS	31
5.1.	Supervivencia de parasitoides en diferente especie de huésped	31
5.2.	Pruebas de elección	33
6.	DISCUSIÓN	35
7.	CONCLUSIONES	38
8.	LITERATURA CITADA	39

LISTA DE FIGURAS

	Página
1. Tendencia de la producción anual (línea continua) y el valor de las exportaciones (línea punteada) de fresa, zarzamora, frambuesa y arándanos en México de 2012 al 2017 (SIAP 2018).	5
2. Adultos de la mosca del vinagre de alas manchadas <i>Drosophila suzukii</i> . Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).	7
3. Adulto hembra (arriba) y macho (abajo) de <i>Ganaspis brasiliensis</i> . Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).	20
4. Adulto hembra (arriba) y macho (abajo) de <i>Leptopilina bouhardi</i> . Fotografías tomadas por J. M. Valdez C. (Posgrado en Fitosanidad, Colegio de Postgraduados).	21
5. Quinto ínstar larval de <i>Leptopilina bouhardi</i> , se observan los glóbulos de grasa dispersos a lo largo del cuerpo. Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).	23
6. Pupas de <i>Leptopilina bouhardi</i> dentro de puparios de <i>Drosophila melanogaster</i> , se observa la acumulación de meconio en la región posterior de los puparios. Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).	24
7. <i>Ganaspis brasiliensis</i> , metapleura (verde) y base del metasoma (rosa) donde se aprecia la banda continua de setas en la base del metasoma y el margen posteroventral de la metapleura angular y con presencia de setas. Tomado de Buffington y Forshage (2016).	26
8. <i>Leptopilina bouhardi</i> , A) margen posteroventral de la metapleura redondeado, oblicuo y glabro y B) banda de setas en la base del metasoma interrumpida dorsalmente. Tomado de Forshage y Nordlander (2008).	26
9. A) Larva de tercer ínstar de <i>Drosophila melanogaster</i> con un huevo del parasitoide <i>Ganaspis brasiliensis</i> melanizado en el abdomen; b) Macho adulto de <i>D. melanogaster</i> , en el abdomen se denota una parte	32

melanizada que corresponde al huevo del parasitoide encapsulado. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

10. Puparios oscuros y vacíos (parasitados por *L. bouardi* y *G. brasiliensis*) y sanos de *Drosophila suzukii*. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB). 32
11. *Ganaspis brasiliensis*. A) Huevo normal; B) Larva eucofiforme de primer ínstar; c) Emergencia fallida de la larva como resultado de la encapsulación y melanización del huevo. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB). 33
12. Porcentaje de supervivencia de diferentes estados de desarrollo de *Leptopilina bouardi* y *Ganaspis brasiliensis* sobre *Drosophila suzukii* y *D. melanogaster*. Medias con la misma literal entre estados de desarrollo y parasitoides no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$). 33
13. Preferencia de *Leptopilina bouardi* y *Ganaspis brasiliensis* sobre *Drosophila melanogaster* o *D. suzukii* expresada en diferencia de mortalidad de adultos con respecto al testigo. Medias con la misma literal entre hospederos no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$). 34

LISTA DE CUADROS

	Página
1. Principales hospedantes de <i>Drosophila suzukii</i> . Tomado de Lee <i>et al.</i> (2015); CABI (2019).	9
2. Insecticidas autorizados por la Comisión Federal para la Protección Contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS) para utilizarse en cultivos de frutillas (fresa, zarzamora, arándano y frambuesa), su intervalo de seguridad y el límite Máximo de Residuos para exportación a Estados Unidos. Tomado de COFEPRIS (2016) y Global MRL Database (2018).	16

1. INTRODUCCIÓN

La mosca del vinagre de alas manchadas, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), es considerada como la mayor plaga de frutillas o berries en Asia, América y Europa (Lee *et al.* 2011; Cini *et al.* 2012; Asplen 2015). En la actualidad, *D. suzukii* está ampliamente distribuida en todos los continentes, aunque en África y Oceanía, su distribución aún es limitada (CABI 2019). La polifagia que le caracteriza, su naturaleza críptica y el creciente comercio global de frutillas, hacen que su dispersión global sea una amenaza latente (Calabria *et al.* 2012).

El cultivo de frutillas en México es la cuarta actividad agroalimentaria generadora de divisas por exportaciones (SIAP 2017a). Las principales frutillas producidas en México, por la superficie sembrada, son: fresa (13,850 ha), zarzamora (12,815 ha), frambuesa (6,649 ha) y arándano (3,642 ha); mismas que en conjunto generaron \$1.5 mil millones de USD en 2017 (SIAP 2017b). Entre las plagas que amenazan a estos cultivos, destaca *D. suzukii*, detectada por primera vez en México en 2011 (SENASICA 2013).

Los adultos de *D. suzukii*, que a diferencia de otras especies del género, pueden ovipositar sobre frutos inmaduros (Walsh *et al.* 2011; Cini *et al.* 2012), de ahí su importancia sobre otros drosófilidos; además, puede ocasionar pérdidas de hasta el 50% del valor total de la cosecha si no se implementan medidas de prevención y combate (Bolda *et al.* 2010). A nivel mundial, los productores de frutillas combaten a *D. suzukii* utilizando principalmente el control cultural, el etológico (trampas con atrayentes) y el químico (Cini *et al.* 2012; Hays *et al.* 2016). Sin embargo, es necesario explorar alternativas de manejo que permitan reducir la dependencia al uso de insecticidas y minimizar los riesgos de contaminación química en las frutillas.

Existe un interés mundial por incluir algún agente de control biológico en el combate de *D. suzukii*. Hasta ahora, se han identificado los parasitoides de pupa *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) y *Trichopria drosophilae* Perkins (Hymenoptera: Diapriidae) y más de doce parasitoides de larva pertenecientes a los géneros *Asobara*, *Ganaspis* y *Leptopilina* (García-Cancino *et al.* 2015; Moreno-Carrillo *et al.* 2015; Haye *et al.* 2016; Daane *et al.* 2016; Wang *et al.* 2018). De todas estas especies, *T. drosophilae* parece tener mayor potencial para el combate de *D. suzukii* (Haye *et al.* 2016; Wang *et al.* 2016; Kaçar *et al.* 2017; Rossi-Stacconi *et al.* 2017). Sin embargo, en evaluaciones de campo, este parasitoide no ha logrado un control satisfactorio de la plaga (Rossi-Stacconi *et al.* 2018, 2019). Por esta razón, varios investigadores sugieren evaluar también a los parasitoides de larvas incluyendo a *T. drosophilae*, con el argumento de que cada uno ataca diferente estado de desarrollo de la plaga y se esperaría obtener un efecto acumulativo en el control de *D. suzukii* (Rossi-Stacconi *et al.* 2018, 2019).

En México, se han recuperado e identificado a las especies de Figitidae *Leptopilina bouvardi* (Barbotin, Carton & Kelner-Pillault) y *Ganaspis brasiliensis* (Ihering) parasitoides de larva, en dos regiones importantes en la producción de frutillas en el centro occidente del país (Moreno-Carrillo *et al.* 2015; García-Cancino *et al.* 2015 y González-Cabrera *et al.* en prensa). Estos parasitoides destacan por su prevalencia en campo, capacidad reproductiva y porque atacan a larvas de varias especies de *Drosophila* (Kopelman y Chabora 1992; Buffington y Forshage 2016); sin embargo, existen discrepancias en cuanto al grado de efectividad sobre *D. Suzukii*, sin conocer su eficiencia para suprimir el sistema inmunológico de las larvas de las diferentes especies de drosofilidos (Gatti *et al.* 2012; Kacsoh y Schlenke 2012; Girod *et al.* 2018; Wang *et al.* 2018).

2. OBJETIVO GENERAL

El presente trabajo tuvo como objetivo principal el determinar la interacción de *Leptopilina boulardi* y *Ganaspis brasiliensis*, parasitoides de larva de *D. Suzuki*, a través de la determinación del parasitismo, supervivencia y preferencia sobre este hospedante.

2.1. Objetivos específicos

- Determinar parasitismo y supervivencia de los parasitoides de larva *Leptopilina boulardi* y *Ganaspis brasiliensis*, al utilizar como hospedante a *Drosophila suzukii*.
- Determinar la preferencia de parasitación de *Leptopilina boulardi* y *Ganaspis brasiliensis* sobre *Drosophila suzukii* y *D. melanogaster*.

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. Producción de frutillas en México y el mundo

La frutillas o berries (del inglés berry), son un nombre genérico para un grupo de frutos de clima templado que son jugosos, generalmente redondos u ovalados y de colores vivos. Aunque el origen del nombre en inglés “berry” hace referencia a un tipo particular de frutos (=bayas), la palabra frutillas o berries, no corresponde botánicamente a todos los frutos que se incluyen en esta categoría. Las frutillas incluyen particularmente a los frutos de fresa, zarzamora, frambuesa y arándano; estos frutos se caracterizan por su tamaño reducido, sus colores vistosos y sabores únicos, así como por su gran concentración de vitaminas y antioxidantes.

El principal país productor de fresa es China, de zarzamora es Irán, Estados Unidos es el principal productor de arándano y Rusia el de frambuesa. Respecto al valor de las exportaciones mundiales de frutillas, México es el cuarto país que más ingresos recibe por la comercialización de éstas, con \$2,106 millones de USD generados y con más de 1.0 millones de toneladas producidas en 2017. Esta actividad agroalimentaria posee el tercer lugar en importancia en la generación de divisas para México, después de la cerveza y el aguacate y por encima de productos como el jitomate y el tequila. Los principales destinos de las frutillas producidas en México son Estados Unidos, Canadá, Chile, Países Bajos, Japón y Reino Unido (SIAP 2018).

Las frutillas más cultivadas en México son la fresa, la zarzamora, la frambuesa y el arándano (SIAP 2018). En los últimos años, en México se ha registrado un incremento significativo del volumen cosechado de las cuatro principales frutillas en las distintas zonas productoras, con una tendencia a la alza en la producción y el valor de las exportaciones, del 2012 al 2017 (Fig. 1).

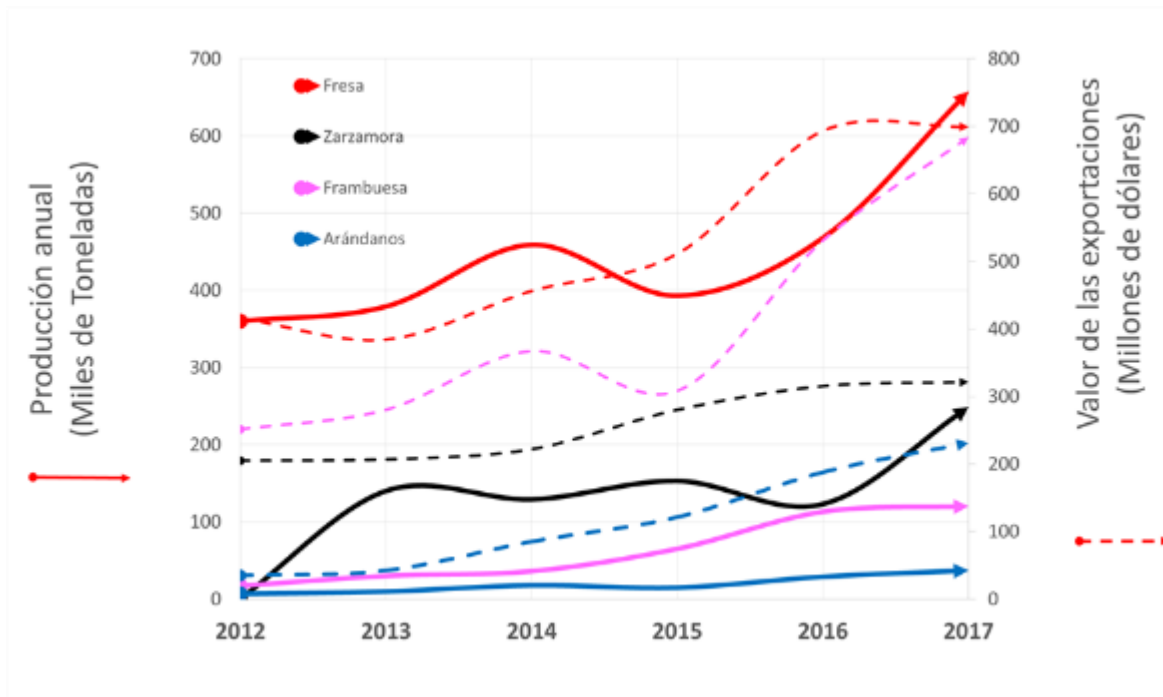


Figura 1. Tendencia de la producción anual (línea continua) y el valor de las exportaciones (línea punteada) de fresa, zarzamora, frambuesa y arándano en México, de 2012 al 2017 (SIAP 2018).

3.1.1. Superficie

Por la superficie sembrada, la fresa (13,850 ha) seguida de la zarzamora (12,815 ha), son las frutillas más importantes en México; sin embargo la frambuesa (6,649 ha) y el arándano (3,642 ha), son cultivos donde año con año crece la superficie de plantación debido a su rentabilidad. Michoacán, Jalisco y Baja California son los principales estados productores de frutillas (SIAP 2018).

3.1.2 Limitantes

Entre las principales limitantes para la producción de frutillas destacan los aspectos fitosanitarios y de inocuidad. En México, las principales plagas son los ácaros *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) y *Phytonemus pallidus* Banks (Acari: Tarsonemidae), los trips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) y la mosca del vinagre de alas manchadas *Drosophila*

suzukii (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) (Shankar *et al.* 2019), por lo que el productor, en su afán de controlarlas, hace uso de productos insecticidas que llegan a afectar principalmente la inocuidad en la producción.

3.2. La Mosca del Vinagre de Alas Manchadas

La mosca del vinagre de alas manchadas, *D. suzukii* (Fig. 2), se detectó por primera vez en México en 2011 (SENASICA, 2013); en la actualidad, es una plaga sujeta a regulación oficial por el Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). A diferencia de otros drosófilidos, *D. suzukii* puede ovipositar sobre fruta inmadura (Walsh *et al.* 2011; Cini *et al.* 2012), ocasionando pérdidas económicas de hasta el 50% del valor total de la cosecha si no se realizan prácticas de prevención y control (Bolda *et al.* 2010). Además, los orificios correspondientes a las oviposturas, favorecen infecciones secundarias por patógenos que contribuyen a incrementar las pérdidas (Escudero 2016).

A nivel mundial, los productores de frutillas combaten a *D. suzukii* utilizando principalmente insecticidas sintéticos (Cini *et al.* 2012; Hays *et al.* 2016); sin embargo, es necesario explorar alternativas de manejo, que permitan reducir la dependencia de insecticidas y minimizar los riesgos de contaminación química en las frutillas, elemento fundamental en la producción y exportación de estos productos.



Figura 2. Adultos de la mosca del vinagre de alas manchadas *Drosophila suzukii*. Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

3.2.1. Origen y distribución

La mosca del vinagre de alas manchadas es nativa del este y sureste de Asia, en la zona comprendida por China, Japón y Corea (Walsh *et al.* 2011). La dispersión de *D. suzukii* ha sido muy rápida, sobre todo en Europa y Norteamérica (Asplen 2015). En la actualidad, esta plaga está ampliamente distribuida en todos los continentes, aunque en África y Oceanía su presencia aún es limitada (Asplen *et al.* 2015; Cini *et al.* 2012; Walsh *et al.* 2011; CABI 2019). El potencial polífago y su naturaleza críptica, así como el creciente comercio global de frutillas, hacen que su dispersión global sea difícil de detener (Calabria *et al.* 2012).

En México en el 2011 se detectó a *D. suzukii*, en los municipios de los Reyes, Michoacán; Cuauhtémoc, Colima; Zapotiltic, Sayula y Zapotlán el Grande, Jalisco

(SENASICA 2013). Para 2014, esta plaga se encontraba distribuida en ocho estados de México (García-Ávila *et al.* 2016), por lo que para el 2018 se estableció una estrategia de manejo oficial por parte del SENASICA en seis estados (SENASICA, 2018); no obstante, su rango potencial de distribución es todo el país (dos Santos *et al.* 2017).

3.2.2 Biología y ciclo de vida

El ovipositor de las hembras que es aserrado, permite penetrar la epidermis de los frutos y depositar de 1 a 3 huevos por evento, con un promedio de 380 huevos durante toda su vida (Mitsui *et al.* 2006). La incubación del huevo y emergencia de la larva ocurre dentro del fruto; la larva pasa por tres instares, durante los cuales, se alimenta activamente de la pulpa de los frutos, dando paso a pudriciones y plagas secundarias. La pupación se da, en mayor grado, dentro del fruto, pero también lo puede hacer fuera del mismo (Walsh *et al.* 2011).

Existe una amplia variedad de hospedantes de *D. suzukii* (Cuadro 1), aunque se reporta como oportunista al alimentarse de frutos caídos al suelo y en fermentación, incluso, se ha documentado que en ausencia de frutos es capaz de alimentarse de savia de roble y ovipositar en algunas especies de flores (Mitsui *et al.* 2010).

Esta plaga es más activa a 20°C, pero puede soportar temperaturas de -1.6°C a 32.6°C (Kimura 2004). Presenta un tiempo de desarrollo de huevo a huevo de 12 a 15 días a 18.3 °C y la longevidad del adulto es de 20 a 56 días (Kanzawa 1939), por lo que se han registrado de 3 a 13 generaciones por año.

Cuadro 1. Principales hospedantes de *Drosophila suzukii*. Tomado de Lee *et al.* (2015); CABI (2019).

Nombre botánico	Nombre común
<i>Actinidia arguta</i>	Kiwi
<i>Alangium platanifolium</i>	Alangium
<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	Vid matizada
<i>Arbutus unedo</i>	Madroño
<i>Aucuba japonica</i>	Falso laurel
<i>Berberis aquifolium</i>	Uva de oregon
<i>Cornus amomum</i>	Cornejo sedoso
<i>Cornus controversa</i>	Cornejo gigante
<i>Cornus foemina</i>	Cornejo rígido
<i>Cornus kousa</i>	Cornejo del Japon
<i>Cornus sericea</i>	Cornejo mimbre rojo
<i>Cotoneaster lacteus</i>	Cotoneaster
<i>Diospyros kaki</i>	Caqui o palosanto
<i>Elaeagnus multiflora</i>	Eleagno Gris
<i>Elaeagnus umbellata</i>	Árbol del paraíso
<i>Eriobotrya japonica</i>	Níspero
<i>Eugenia uniflora</i>	Pitanga
<i>Ficus carica</i>	Higuera
<i>Fragaria ananassa</i>	Fresa
<i>Frangula alnus</i>	Arraclán
<i>Frangula purshiana</i>	Cáscara sagrada
<i>Gaultheria adenothrix</i>	Gaulteria aromatica

Nombre botánico	Nombre común
<i>Lindera benzoin</i>	Arbusto de especias
<i>Lonicera caerulea</i>	Madreselva azul
<i>Lonicera</i> spp.	Madreselva
<i>Malus domestica</i>	Manzana
<i>Morella rubra</i>	Arrayán chino
<i>Morus alba</i>	Morera
<i>Morus australis</i>	Morera coreana silvestre
<i>Morus bombycis</i>	Japanese mulberry
<i>Morus nigra</i>	Morera negra
<i>Morus rubra</i>	Mora roja
<i>Morus</i> sp.	Morera
<i>Murraya paniculata</i>	Limonaria
<i>Phytolacca americana</i>	Hierba carmín
<i>Prunus armeniaca</i>	Chabacano
<i>Prunus avium</i>	Cerezo
<i>Prunus buergeriana</i>	
<i>Prunus cerasus</i>	Guindo
<i>Prunus domestica</i>	Ciruelo
<i>Prunus donarium</i>	
<i>Prunus japonica</i>	Cerezo arbusto japonés
<i>Prunus laurocerasus</i>	Laurel cerezo
<i>Prunus lusitana</i>	Laurel portugués
<i>Prunus mahaleb</i>	Cerezo de Santa Lucía

Nombre botánico	Nombre común
<i>Prunus mume</i>	Ciruela china
<i>Prunus nipponica</i>	Cerezo japonés alpino
<i>Prunus persica</i>	Melocotón
<i>Prunus salicina</i>	Ciruelo asiático
<i>Prunus sargentii</i>	Ciruelo japonés
<i>Prunus yedoensis</i>	Cerezo de flor yedoensis
<i>Pyrus pyrifolia</i>	Pera asiática
<i>Rubus armeniacus</i>	Zarzamora del Himalaya
<i>Rubus crataegifolius</i>	
<i>Rubus fruticosus</i>	Zarzamora
<i>Rubus idaeus</i>	Frambuesa
<i>Rubus laciniatus</i>	Mora de hoja cortada
<i>Rubus loganobaccus</i>	Mora logan
<i>Rubus microphyllus</i>	
<i>Rubus parvifolius</i>	
<i>Rubus spectabilis</i>	Baya color salmón
<i>Rubus ursinus</i>	Zarza de California
<i>Sambucus nigra</i>	Sauco negro
<i>Sambucus sp.</i>	Sauco
<i>Sarcococca confusa</i>	Caja dulce
<i>Solanum dulcamara</i>	Hierbamora agridulce
<i>Solanum lycopersicum</i>	Jitomate
<i>Solanum villosum</i>	Hierbamora peluda

Nombre botánico	Nombre común
<i>Symphoricarpos albus</i>	Bolitas de nieve comun
<i>Torreya nucifera</i>	Torreya japonesa
<i>Vaccinium angustifolium</i>	Arándano silvestre
<i>Vaccinium corymbosum</i>	Arándano
<i>Viburnum dilatatum</i>	Linden viburnum
<i>Vitis vinifera</i>	Vid

3.2.3. Descripción morfológica

El huevo de *D. suzukii* es de forma oval, blanco-lechoso, translúcido y brillante y su transparencia se incrementa conforme a la madurez, su longitud promedio es de 0.62 mm; posee dos tubos respiratorios en el extremo a manera de filamentos. Las larvas son ápodas, transparentes y con los órganos internos visibles desde la emergencia, tornando a blanco-lechosas conforme su desarrollo, las partes bucales oscuras; longitud promedio de 0.67, 2.13 y 3.94 mm el primero, segundo y tercer instar larval, respectivamente. La pupa es amarillo grisacea a café, con órganos respiratorios proyectados a manera de “dedos” en la parte distal, la longitud promedio de las pupas de los machos es de 2.9 mm y 3.18 mm para las hembras. Los adultos machos presentan una característica mancha oscura en las alas y una longitud corporal de 2.25 a 3 mm, mientras que las hembras presentan un característico ovipositor fuertemente aserrado y una longitud de 2.5 a 4 mm (Kansawa 1939; Walsh *et al.* 2011).

3.2.4. Daños

El principal daño es causado por las larvas de *D. Suzukii*, ya que al alimentarse del fruto se reduce la calidad y comercialización. En 2008 en California, Oregon y Washington, E. U. A., debido a la presencia de esta plaga, el rendimiento se redujo 40% en arándanos, 50% en frambuesa y zarzamora, 33% en cerezas y 20% en fresas, acumulando pérdidas anuales de \$511 millones de USD (Bolda *et al.* 2010). Solo en California, E.U.A., se ha estimado que en ausencia de un manejo fitosanitario de *D. Suzukii*, los ingresos brutos pueden disminuir 37% en frambuesas y 20% en fresas (Goodhue *et al.* 2011).

3.2.5. Monitoreo de la plaga

Drosophila suzukii necesita ser monitoreada todo el año, tanto en plantaciones comerciales, como en hospedantes alternativos presentes, sobre todo cuando hay colindancia con parcelas de frutales (Harris *et al.* 2014; Lee *et al.* 2015). En México, se utiliza la trampa tipo cubeta, que además de ser económica, tiene alta eficiencia en la captura de adultos de *D. suzuki*. Esta trampa utiliza como atreylene vinagre puro de manzana (200 mL o hasta 4 cm de altura del contenedor). En plantaciones comerciales se instalan las trampas en la periferia del cultivo, antes de la etapa de fructificación hasta concluir la última cosecha con el objeto de detectar la presencia temprana de las moscas e iniciar acciones de control oportunas. A los productores se les recomienda colocar al menos una trampa cada 2.5 hectáreas (SENASICA 2014).

Una manera de determinar el porcentaje de infestación directamente en frutos, es observar la presencia de huevos en algunos frutos como en las cerezas, debido a que del orificio de oviposición sobresalen los filamentos de respiración del huevo,

que con ayuda de una lupa de 10X son fácilmente visibles. En frambuesas o moras, los huevos son difíciles de detectar, por lo cual el porcentaje de infestación se determina haciendo el recuento de larvas presentes en los mismos (Escudero 2016). En una solución saturada de sal o de azúcar con agua caliente, se sumergen los frutos, preferiblemente abiertos o ligeramente aplastados, para permitir que la solución saturada irrite las larvas, las que saldrán del fruto y podrán ser recogidas, dado que éstas flotan en la superficie del agua. De esta manera, se procede al recuento de las mismas para obtener el número de larvas por kilogramo de fruta (Dreves *et al.* 2014; SENASICA 2014). Los modelos predictivos realizados para *D. suzukii* sugieren que sus tiempos de generación son cortos, con una tasa reproductiva alta y con traslape generacional (Tochen *et al.* 2014; Wiman *et al.* 2014). Por lo tanto, estos modelos, son una herramienta adicional para el diseño de una estrategia de control (Escudero 2016).

3.2.6. Control cultural

La fruta infestada que permanece en campo, permite que los estados inmaduros de la plaga se desarrollen completamente y representan un foco de infestación. Es fundamental el control cultural basado en el manejo adecuado de la cosecha y no dejar fruta rezagada. Toda fruta que queda en campo es susceptible de ser afectada, por lo que la eliminación de restos de cosecha es de suma importancia. Para la eliminación de fruta de desecho se recomienda que la unidad de producción cuente con una fosa para la concentración de la fruta, agregando una capa de cal y enterrarla a una profundidad de al menos 30 cm. Asimismo, se recomienda eliminar cualquier planta hospedera que se encuentre dentro y alrededor del huerto que permita la reproducción de la plaga (SENASICA 2014).

3.2.7. Control químico

Este es el método de control más utilizado en el mundo, los productos que han mostrado ser más eficaces sobre el insecto adulto son aquellos de amplio espectro, como algunos piretroides (bifentrin, beta-ciflutrin, permetrina y zeta-cipermetrina) y organofosforados (malatión y diazinón y las spinosinas, spinosad y spinetoram) (Escudero 2016; Bruck *et al.* 2011; Beers *et al.* 2011; Haviland y Beers 2012; Timmeren e Isaacs 2013; Cuthbertson *et al.* 2014a), por lo cual, es imprescindible la alternancia de las mismas para evitar el desarrollo de resistencia. Este método de control conlleva riesgos a la salud humana, resudualidad, posible pérdida de su efectividad a lo largo del tiempo y limitación de uso en huertos orgánicos. Además, en agricultura orgánica, las materias activas disponibles son pocas (Cini *et al.* 2012; Haye *et al.* 2016).

En México, los insecticidas autorizados por la Comisión Federal para la Protección Contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS) para utilizarse en cultivos de fresa, zarzamora, arándano y frambuesa así como los insecticidas y los límites máximos de residuos (LMR) permitidos para la exportación a Estados Unidos incluyen a insecticidas del grupo de abamectinas, neonicotenoides, siponsinas, piretroides y algunos organofosforados (Cuadro 2).

Cuadro 2. Insecticidas autorizados por la Comisión Federal para la Protección Contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS) para utilizarse en cultivos de frutillas como fresa, zarzamora, arándano y frambuesa, su intervalo de seguridad y el límite máximo de residuos para exportación a Estados Unidos. Tomado de COFEPRIS (2016) y Global MRL Database (2018).

Ingrediente Activo	Intervalo de seguridad (días)	Limite Máximo de Residuos (ppm) para exportación a Estados Unidos
Abamectina	3 – 14	0.05 – 0.2
Neem (extracto)	Sin intervalo	Sin datos
Spinetoram	1 – 3	0.5 – 0.9
Spinosad	1 – 3	0.4 – 1
Spiromesifen	3	2
Zeta-cipermetrina	1	0.8
Imidacloprid	30	0.5 – 3.5
Azinfos metílico	5	No permitido
Diazinon	5	0.5 – 0.75
Dicofol (uso restringido)	2	No permitido
Malation	3	8

3.2.8. Control biológico

En la actualidad se han reportado diversos agentes de control biológico de *D. suzukii*, incluidos entomopatógenos (hongos, bacterias y virus) y entomófagos (depredadores y parasitoides). Dentro de los entomopatógenos, los hongos son los más estudiados, ya que se han reportado niveles de control por *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin (Hypocreales: Clavicipitaceae) del 44 % en adultos de *D. suzukii*, después de 7 días de tratamiento, mientras que con *Lecanicillium muscarium* Zare y Gams (Hypocreales: Cordycipitaceae), se llega a causar el 30 % de mortalidad

(Cuthbertson *et al.* 2014b). También se han reportado niveles de mortalidad aceptables con *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin (Hypocreales: Clavicipitaceae) y con algunas cepas de *B. bassiana* y de *Paecilomyces fumosoroseus* (Wize) Brawn y Smith (Eurotiales: Trichocomaceae) con diferentes niveles del control (Woltz *et al.* 2015).

Por otro lado, dentro de los entomófagos, los parasitoides destacan por su potencial de establecimiento en campo y especificidad (Cini *et al.* 2012). En México se tiene registro de al menos cuatro especies de parasitoides como *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae), *Trichopria drosophilae* Perkins (Hymenoptera: Diapriidae), *Spalangia simplex* Perkins (Hymenoptera: Pteromalidae) y *Leptopilina bouvardi* Barbotin, Carton & Kelner-Pillault (Hymenoptera: Figitidae) (Moreno-Carrillo *et al.* 2015; García-Cancino *et al.* 2015).

Actualmente, en el Centro Nacional de Referencia de Control Biológico (CNRCB) del SENASICA, se desarrolla la tecnología que permitirá aprovechar los enemigos naturales en el manejo integrado de *D. suzuki*. Algunos resultados preliminares indican que en los lugares donde se han realizado liberaciones de los parasitoides *T. drosophilae* y *L. bouvardi*, de pupa y larva respectivamente, el parasitismo fue tres veces más alto que en las parcelas donde no se hicieron liberaciones (datos no publicados).

3.3. Los Parasitoides *Ganaspis brasiliensis* y *Leptopilina boulardi*

3.3.1. Origen y distribución

Los parasitoides *G. brasiliensis* (Fig. 3) y *L. boulardi* (Fig. 4) pertenecen a la familia Figitidae, y a la subfamilia Eucolinae que agrupa especies endoparasitoides solitarios de larva-pupa.

El género *Leptopilina* está presente en Europa, Asia, África y América. Nordlander (1980) revisó el género y clasificó las especies en tres grupos, basándose en cuatro caracteres morfológicos: 1) El grupo *longipes* representado por cinco especies descritas de Europa, Norteamérica, Filipinas y las islas Seychelles; 2) El grupo *heterotoma* representado por cuatro especies descritas de Europa, Norteamérica, norte de África, las islas Seychelles, Sri Lanka y Borneo; de este grupo *L. heterotoma* está ampliamente distribuida en la región Holártica y posiblemente en la región Oriental; y el último grupo, *boulardi*, representado actualmente por tres especies originarias de África (Allemand 2002). El origen de *G. brasiliensis* aún es incierto, aunque existen registros de su distribución en Panamá, Guadalupe y Corea del Sur (Buffington y Forshage 2016).

3.3.2. Biología y ciclo de vida

Tanto *L. Boulardi*, como *G. Brasiliensis*, son parasitoides arrenotocos y proovigénicos, es decir, los huevos no fertilizados son haploides y dan lugar a machos y la hembra emerge con una carga de huevos lista para ser ovipositada. *Leptopilina boulardi* parasita diversas especies de *Drosophila* (Barbotin *et al.* 1979; Kopelman y Chaborra 1984); mientras que, *G. brasiliensis* llega a parasitar especies

de Drosophilidae y Tephritidae; sin embargo, Buffington (2016) señala que para esta última familia, la validez de estos registros son cuestionables.

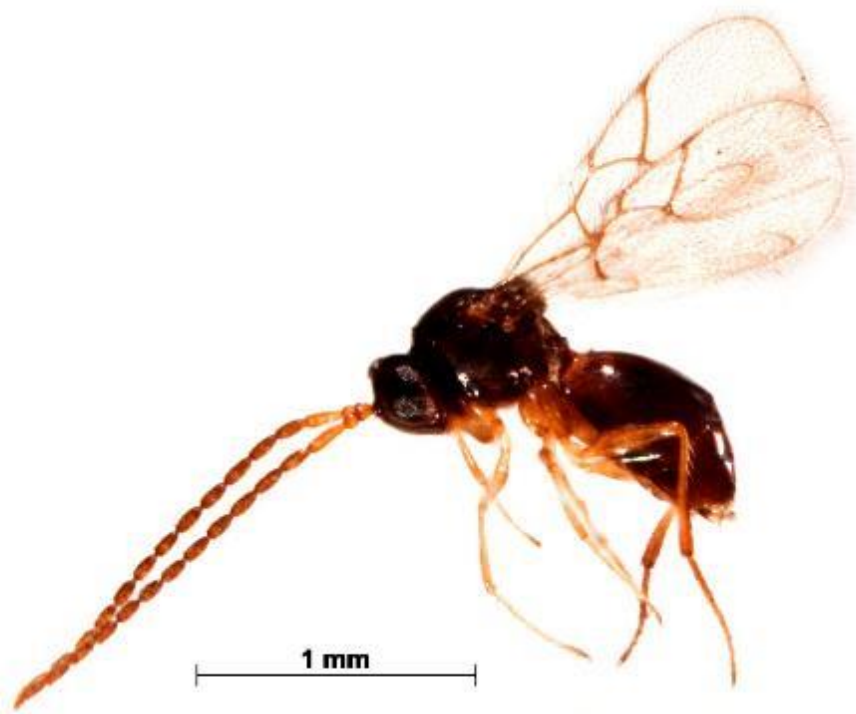


Figura 3. Adulto hembra (arriba) y macho (abajo) de *Ganaspis brasiliensis*. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

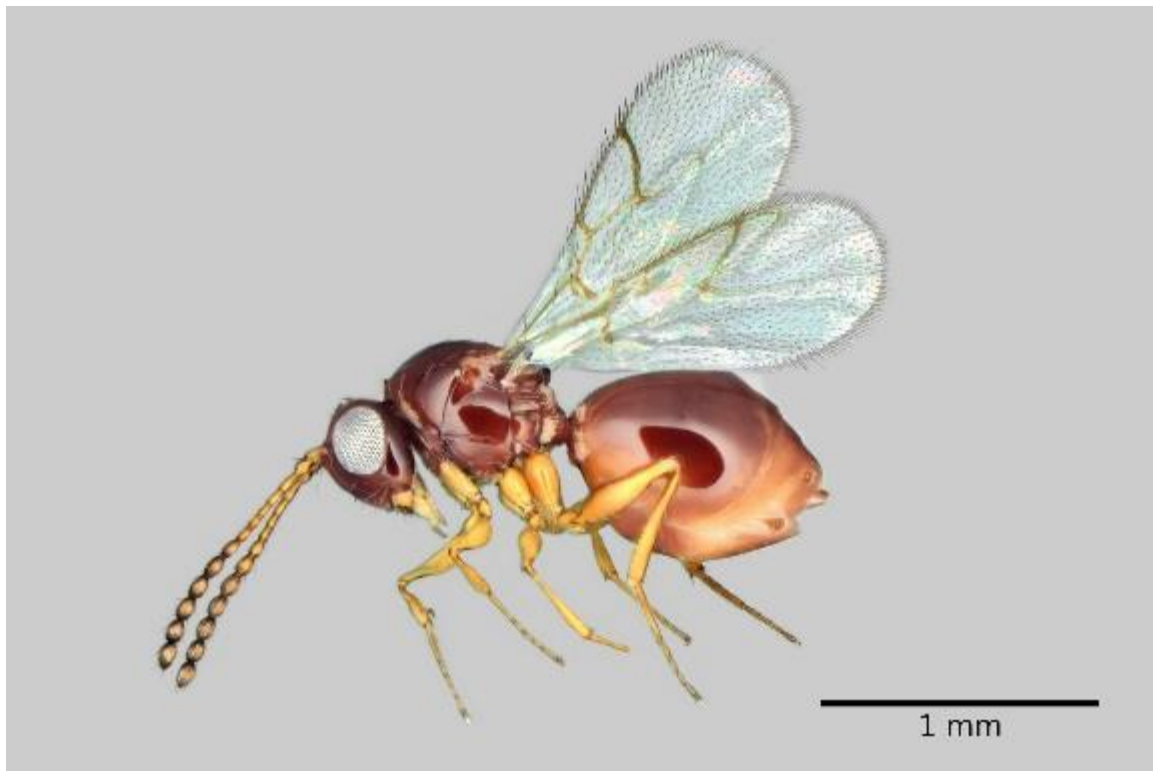


Figura 4. Adulto hembra (arriba) y macho (abajo) de *Leptopilina boulardi*. Fotografías tomadas por J. M. Valdez C. (Posgrado en Fitosanidad, Colegio de Postgraduados).

El ciclo de vida de *L. boulandi* y descripción de cada estado biológico es detallado por Kopelman y Chaborra (1984). Los huevos, depositados dentro del huésped, miden aproximadamente 0.32 mm, presentan un pedicelo y son hialinos, la eclosión del primer ínstar larval se da entre las 26 y las 28 horas después de la oviposición. La larva del primer ínstar es eucolíforme, presenta un orificio oral rodeado de una papila esclerosada; en los segmentos torácicos, se aprecian pequeños apéndices y en el abdomen se observan siete segmentos y en el extremo caudal presenta una cola. En el segundo ínstar, la larva continua siendo eucolíforme, pero con una cola más corta y robusta, este ínstar se presenta después de 62 a 67 horas de oviposición y depende de la edad del huésped. Al pasar al tercer ínstar larval, coincide la pupación del huésped, esto sucede 69 a 86 horas después de la oviposición. Con el incremento de la edad del huésped al momento de la oviposición, la pupación del último se retrasa. Es decir, si la parasitación ocurre en huéspedes recién emergidos, la pupación sucede a las 86 horas, pero si la parasitación ocurre en huéspedes de 48 horas de emergidos, la pupación se observará a las 69 horas, esto ocurre por una reacción hormonal producida en la ecdisis del parasitoide. En este tercer ínstar, desaparecen las características de una larva eucolíforme por una típica himenopteriforme (Kopelman y Chaborra 1984).

Al pasar al cuarto ínstar larval, después de 111 a 119 horas de la oviposición, la larva pasa de ser endoparasitoide a ectoparasitoide, pero manteniéndose dentro del pupario del huésped. Este ínstar se caracteriza por una cápsula cefálica definida y esclerosada, así como mandíbulas unidentadas y la presencia del ano en la parte ventral. Al llegar al quinto ínstar larval, después de 102 a 136 horas de haber sido ovipositado, el huésped es consumido en su totalidad, la cabeza y regiones torácicas comienzan a compactarse y la región abdominal se ensancha. En este ínstar se

observan pequeños glóbulos de grasa dispersos a lo largo del tórax y abdomen (Fig. 5). La transición de pupa a prepupa se da en un proceso de dos pasos, el contenido intestinal de la prepupa se obscurece antes de la écdisis, después de formarse la pupa (142 a 164 horas después de la oviposición) este sale del cuerpo para formar el meconio, visible a través del pupario del huésped (Fig. 6). Finalmente, los adultos del parasitoide emergen después de 15 a 19 días en los machos, y 16 a 20 días en las hembras después de la oviposición (Kopelman y Chaborra 1984).



Figura 5. Quinto ínstar larval de *Leptopilina boulardi*, se observan los glóbulos de grasa dispersos a lo largo del cuerpo. Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).



Figura 6. Pupas de *Leptopilina bouvardi* dentro de puparios de *Drosophila melanogaster*, se observa la acumulación de meconio en la región posterior de los puparios. Fotografía tomada por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

3.3.3. Descripción morfológica de los adultos

Leptopilina bouvardi puede ser identificado con las claves de Nordlander (1980). La morfología es similar a la de *G. Brasiliensis*, pero un carácter de distinción práctico es el color de sus antenas, las cuales presentan dos tonalidades bien definidas a diferencia de *G. Bouvardi*, que presenta las antenas negras casi en su totalidad (Nordlander 1980). Para diferenciar de mejor manera a estas dos especies, Buffington y Forshage (2016) refieren caracteres específicos en la metapleura, propodeo y base del metasoma (Fig. 7).

Entre el género *Ganaspis*, la placa escutelar extraordinariamente grande, convexa y pulida, así como la falta de una aureola circunescutelar, se utilizan para

separar a *G. brasiliensis* de *G. xantopoda* (Ashmead) y *G. mundata* Fôrster, dos especies también reportadas como parasitoides de *Drosophila*. Además, la celda marginal de las alas anteriores es cerrada, a diferencia de algunas especies afrotropicales y orientales de *Ganaspis* (Buffington y Forshage 2016).

Como se ha mencionado, tanto *Ganaspis* como *Leptopinina* son similares en su apariencia general; sin embargo, para diferenciar a este género de *Leptopilina*, se observa la banda continua de setas en la base del metasoma, característico en *Ganaspis*, a diferencia de *Leptopilina*, donde se observa interrumpida e incompleta dorsalmente. Además, el margen posteroventral de la metapleura es angular y con presencia de setas en *Ganaspis*, mientras que en *Leptopilina* es redondeado, oblicuo y glabro (Fig. 8). En la antena de los machos de *Ganaspis*, el primer flagelómero es distintivamente modificado y curvo hacia afuera; mientras que, en *Leptopilina* esta modificación se observa en el segundo flagelómero (Buffington y Forshage 2016).

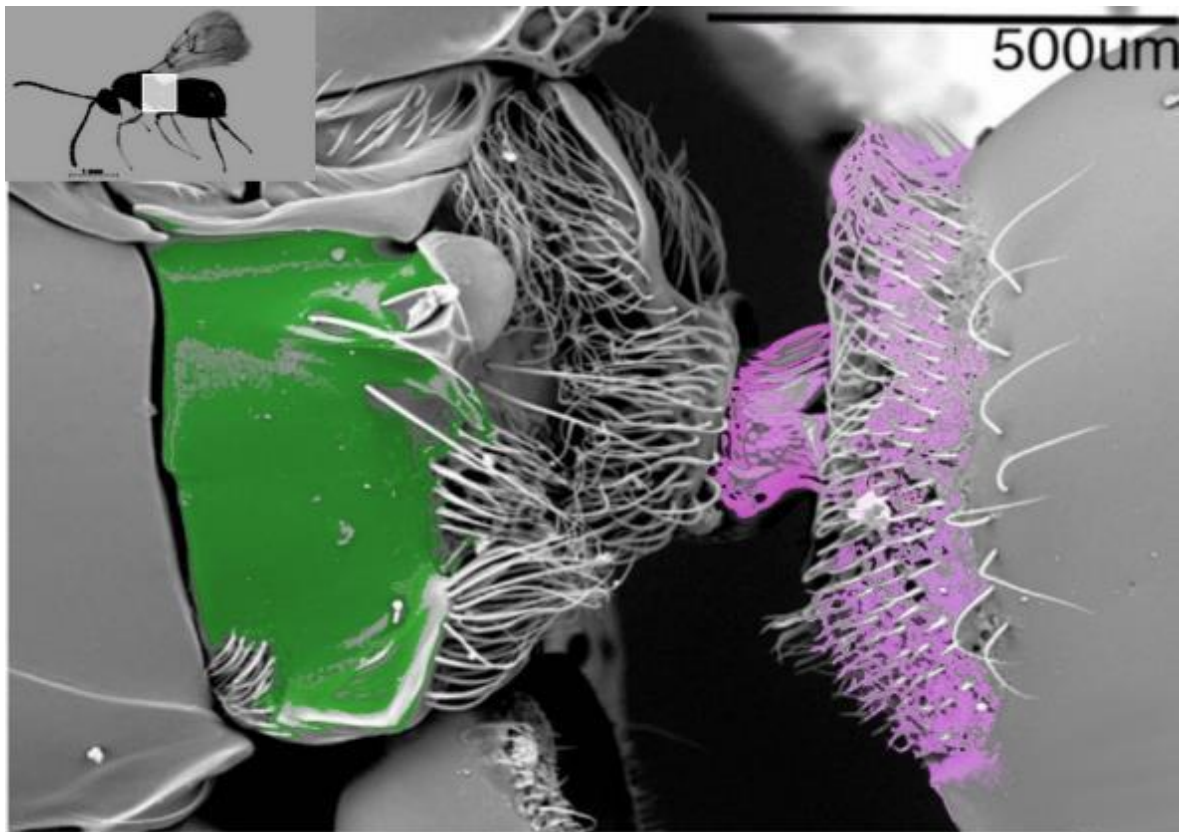


Figura 7. *Ganaspis brasiliensis*, metapleura (verde) y base del metasoma (rosa) donde se aprecia la banda continua de setas en la base del metasoma y el margen posteroventral de la metapleura angular y con presencia de setas. Tomado de Buffington y Forshage (2016).

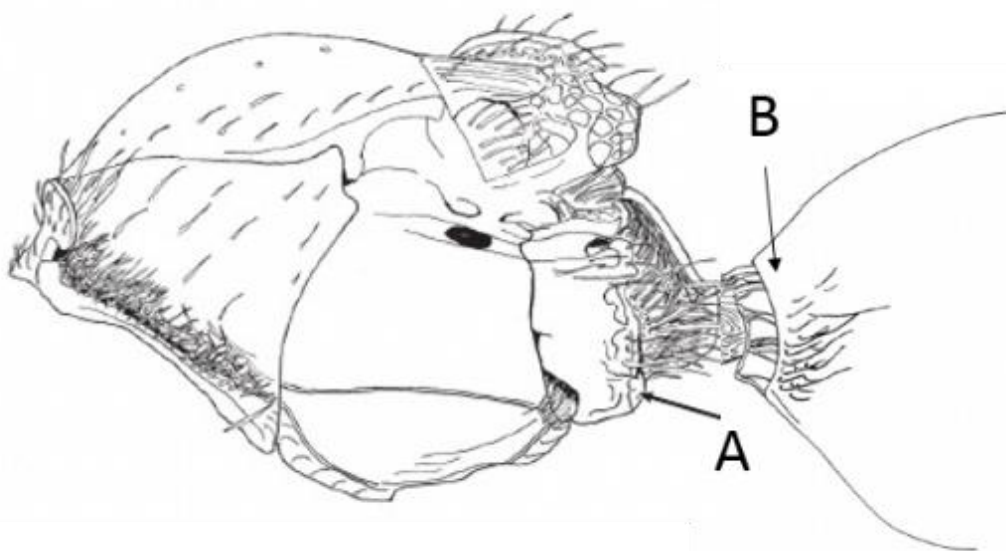


Figura 8. *Leptopilina boulandi* A) Margen posteroventral de la metapleura redondeado, oblicuo y glabro y B) Banda de setas en la base del metasoma interrumpida dorsalmente. Tomado de Forshage y Nordlander (2008).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Material biológico

Los parasitoides *L. boulandi* y *G. brasiliensis*, así como los huéspedes *D. suzukii* y *D. melanogaster* (esta última se incluyó como control porque es el huésped utilizando en laboratorio para la cría de ambas especies), fueron proporcionados por el Centro Nacional de Referencia de Control Biológico (CNRCB), del Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA), Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER), ubicado en Tecomán, Colima. Todas las crías de los insectos, así como el desarrollo de los experimentos, se realizaron a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 60% H.R. y fotoperiodo 12:12 en las instalaciones del CNRCB.

La cría de *L. boulandi* se inició con material recolectado en marzo de 2013 en la zona productora de zarzamora *Rubus fruticosus* L. (Rosales: Rosaceae), en Colima ($19^\circ 24' 28.8''$ N y $103^\circ 35' 34.8''$ O), siguiendo la metodología de Moreno-Carrillo *et al.* (2015). La cría de *G. brasiliensis* se inició con material recolectado del mismo cultivo pero en Ciudad Guzmán, Jalisco ($19^\circ 40.6' 92.7''$ N y $103^\circ 32.4' 49.5''$ O), en diciembre de 2017. Ambas crías se han mantenido sobre *D. Melanogaster*, producida en una dieta artificial descrita por González-Cabrera *et al.* (2018), con una población cercana a 2,000 adultos/semana cada una.

4.2. Supervivencia de parasitoides en diferente especie de huésped

Las larvas de *D. suzukii* y *D. melanogaster* utilizadas fueron de menos de 24 horas de edad, alimentadas con dieta artificial, mantenidas en cajas Petri ($\Theta = 9$ cm) y dentro de una jaula de cría (40 x 40 x 40 cm). Los parasitoides que se emplearon en los ensayos tenían 2 días de edad y sin experiencia en oviposición.

Al menos 200 larvas de *D. suzukii* o *D. melanogaster*, de cada huésped, se colocaron en cajas Petri independientes, se expusieron a 50 parasitoides de cada especie por 24 h, posteriormente se retiraron los parasitoides de cada una de los cuatro tratamientos (los cuales se definen por la combinación de las dos especies de huésped por dos especies de parasitoides) y se dejó que las larvas continuaran su desarrollo en la dieta artificial. Después de 48 horas, se disectaron 50 larvas de cada tratamiento para buscar la presencia de huevos, o ínstares tempranos de las larvas de los parasitoides. De no encontrarse larvas, se buscó la presencia de huevos encapsulados o melanizados, o larvas sin emerger tras la melanización del huevo. Con esas observaciones se registraron las variables huevos encapsulados o melanizados y supervivencia de larvas.

De las larvas parasitadas de los cuatro tratamientos, se permitió que las larvas continuaran su desarrollo y se disectaron 50 individuos de cada tratamiento a los 6 días (144 horas) después de la exposición a los parasitoides, con el objeto de buscar pupas del parasitoide. Este dato se registró como supervivencia de pupas. Finalmente, se registró, de al menos 50 puparios de cada especie de *Drosophila*, la emergencia de los adultos (moscas o parasitoides). En este periodo final de desarrollo, antes de la emergencia de los adultos, fue posible observar la pupa de los parasitoides a través del pupario del huésped. Debido a cuestiones logísticas, especialmente por la cantidad de material y riesgo de contaminación en ensayos simultáneos, cada parasitoide se evaluó de manera independiente. Cada tratamiento incluyó cuatro repeticiones y la evaluación se repitió cuatro veces en diferentes fechas (16 repeticiones por tratamiento en total).

4.3. Pruebas de elección

En las dos especies de parasitoides *L. boulandi* y *G. brasiliensis* se realizó una prueba de elección sobre las dos especies de *Drosophila*. Como arena experimental se utilizó un recipiente de plástico de 500 mL, en éste se introducía una caja Petri ($\Theta = 9$ cm) con dieta artificial del huésped (González-Cabrera *et al.* 2018) y 40 huevos próximos a eclosionar: 20 huevos de *D. suzukii* y 20 de *D. Melanogaster*, los huevos tuvieron menos de 4 horas de edad. En cada unidad experimental se introdujo una pareja de *L. boulandi* o *G. brasiliensis* durante 24 horas según correspondiera. Como testigo, para determinar mortalidad por manipuleo, se utilizó el mismo número de huevos en otra unidad experimental pero sin parasitoides. Cada tratamiento tuvo cuatro repeticiones y la evaluación se repitió cuatro veces en diferentes fechas (16 repeticiones en total por tratamiento). Como variable respuesta, se registró el número de moscas adultas o parasitoides de cada especie por tratamiento y se obtuvo el porcentaje de mortalidad.

4.4. Análisis de datos.

La supervivencia de *L. boulandi* y *G. brasiliensis* se registró en cada estado de desarrollo, así como el porcentaje de huevos encapsulados-melanizados, ambas variables se compararon a través de un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores, donde el factor uno fue especies de parasitoides y el factor dos, la especie de huésped. Las comparaciones múltiples, se realizaron con la prueba de Tukey ($\alpha=0.05?$). En las pruebas de preferencia de oviposición también se realizó una prueba de ANOVA de dos factores, donde la variable respuesta fue la cantidad de moscas emergidas en los cuatro tratamientos, para encontrar la diferencia estadística entre tratamientos se utilizó la prueba de comparaciones múltiple de medias por el método

de Tukey ($\alpha= 0.05?$). Todos los análisis se realizaron con el programa SAS (v9.0) (SAS Institute 2002) y utilizando un valor de significancia de $p \leq 0.05$.

5. RESULTADOS

5.1. Supervivencia de parasitoides en diferente especie de huésped

Leptopilina boulardi y *G. brasiliensis* fueron capaces de parasitar a *D. suzukii* y *D. melanogaster*, sin embargo, cuando el huésped fue *D. Suzukii*, ninguna de las dos especies de parasitoides logró completar su desarrollo. Solo se detectó encapsulación de huevos en ambas especies de huéspedes; pero el porcentaje fue marcadamente diferente entre especies ($F= 191.19$, $gl = 15, 48$, $p <0.0001$). El porcentaje de encapsulación y melanización de huevos de los parasitoides en *D. melanogaster* fue menor del 2% para *L. boulardi* y menor del 4% para *G. brasiliensis* (Fig. 9); mientras que, en *D. suzukii* se registró encapsulación en $15.21 \pm 4.15\%$ para *L. boulardi* y $76.59 \pm 5.13\%$ para *G. brasiliensis*, respectivamente. Cabe señalar que los individuos de *D. suzuki* parasitados, independientemente de la especie de parasitoide, murieron después de la formación del pupario, en algunos casos, se observaron puparios vacíos y en otros oscuros (Fig. 10).

El porcentaje de eclosión de huevos de *L. boulardi* sobre *D. suzukii* fue de $76.24 \pm 5.29\%$ y para *G. brasiliensis* de $17.47 \pm 4.82\%$, pero ninguna larva de primer ínstar de ambas especies logró sobrevivir (Fig. 11). Por el contrario, sobre *D. Melanogaster*, el promedio de eclosión de huevos para *L. boulardi* fue de $95.39 \pm 1.05\%$ y la supervivencia de larvas y pupas fue de $89.57 \pm 2.16\%$ y $77.45 \pm 4.34\%$, respectivamente. Para *G. brasiliensis* se registró $96.15 \pm 1.34\%$ de eclosión de huevos y una supervivencia de $91.68 \pm 2.54\%$ y $86.89 \pm 4.53\%$ de larvas y pupas, respectivamente (Fig. 12).

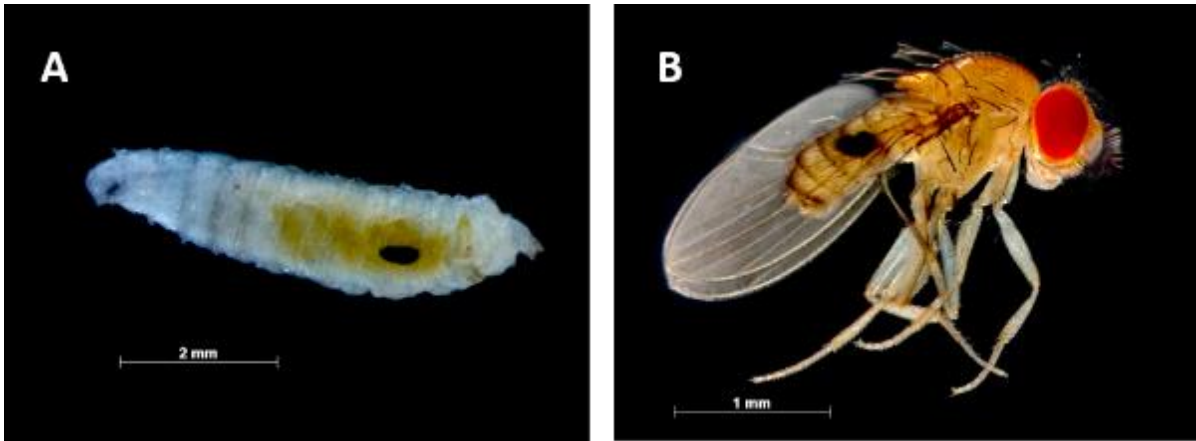


Figura 9. A) Larva de tercer ínstar de *Drosophila melanogaster* con un huevo del parasitoide *Ganaspis brasiliensis* melanizado en el abdomen; b) Macho adulto de *D. melanogaster*, en el abdomen se denota una parte melanizada que corresponde al huevo del parasitoide encapsulado. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

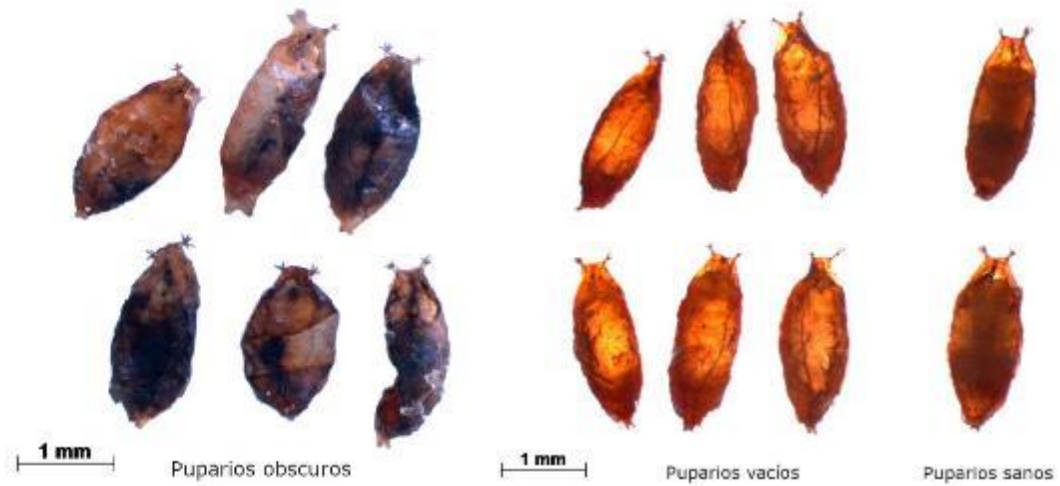


Figura 10. Puparios oscuros y vacíos (parasitados por *L. bouardi* y *G. brasiliensis*) y sanos de *Drosophila sukii*. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

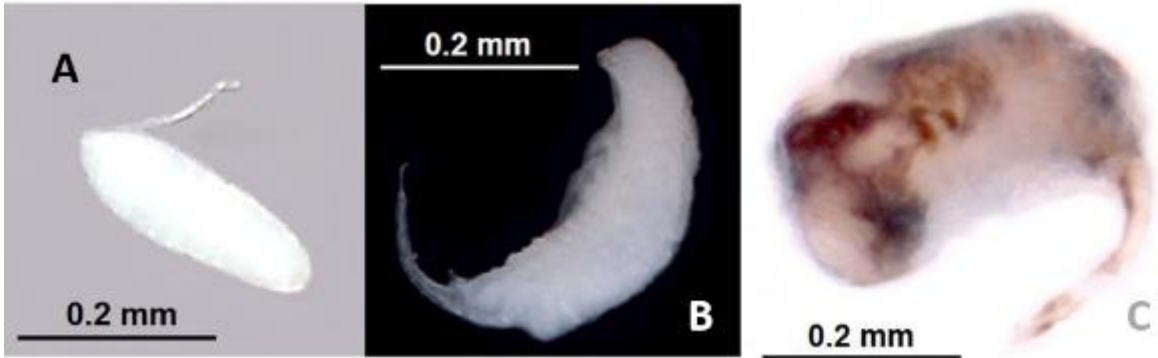


Figura 11. *Ganaspis brasiliensis*. A) Huevo normal; B) Larva eucoliforme de primer ínstar; c) Emergencia fallida de la larva como resultado de la encapsulación y melanización del huevo. Fotografías tomadas por J. A. Sánchez G. (SENASICA-CNRCB).

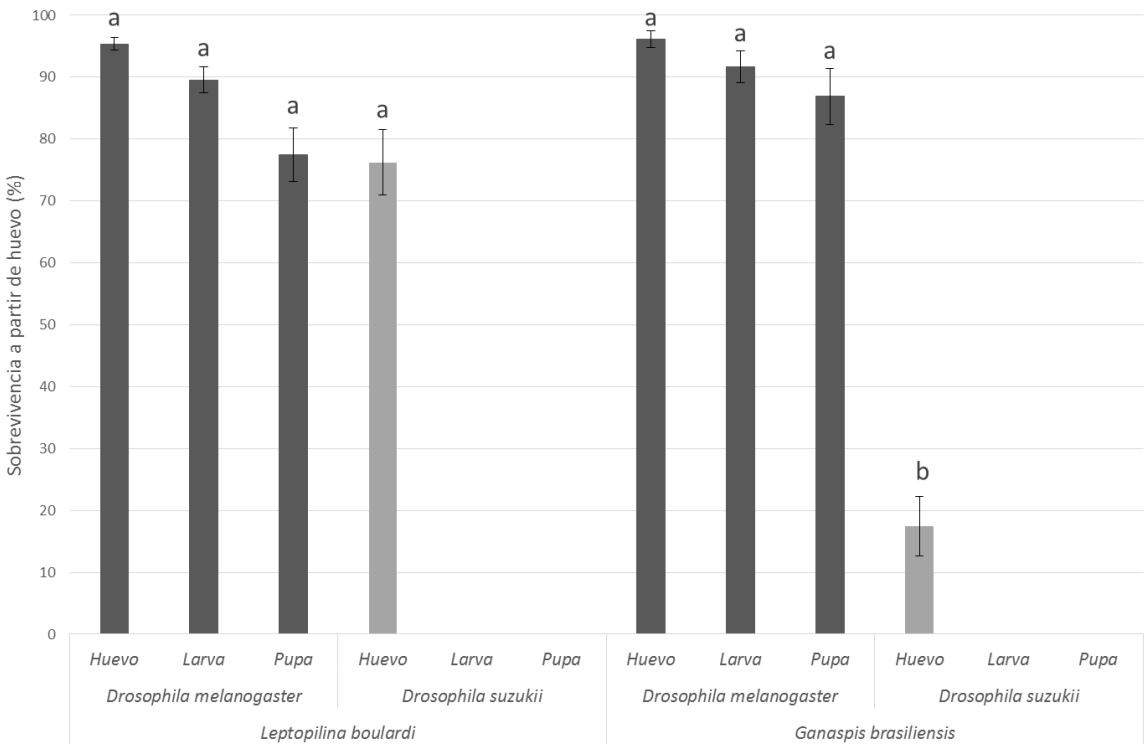


Figura 12. Porcentaje de supervivencia de diferentes estados de desarrollo de *Leptopilina bouardi* y *Ganaspis brasiliensis* sobre *Drosophila suzukii* y *D. melanogaster*. Medias con la misma literal entre estados de desarrollo y parasitoides no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

5.2. Pruebas de elección

Ambas especies de parasitoides prefirieron parasitar larvas de *D. melanogaster* ($F = 13.12$, $gl = 5$, 90 , $p \leq 0.04$). De los 20 individuos de cada especie ofrecidos, ambas especies de parasitoides provocaron mortalidad de alrededor de

40% de individuos adultos de *D. melanogaster*, pero ese porcentaje se redujo a la mitad en el caso de *D. suzukii* (Fig. 13).

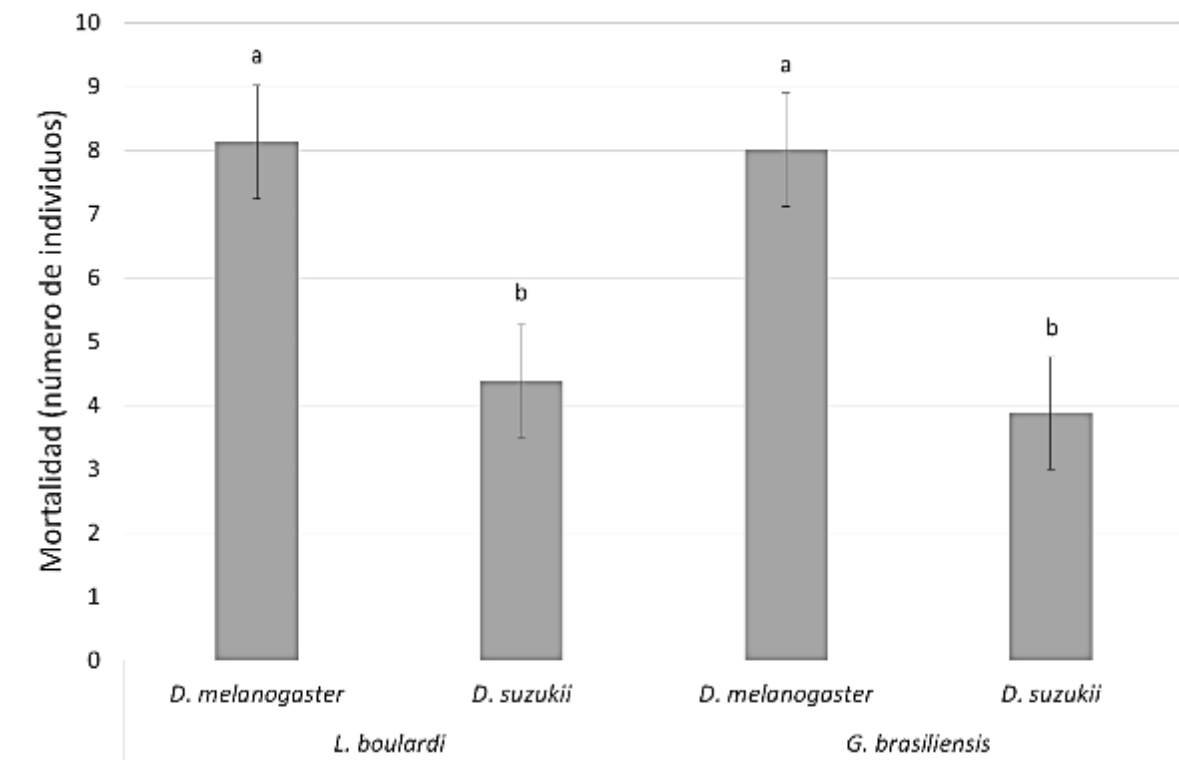


Figura 13. Preferencia de *Leptopilina bouardi* y *Ganaspis brasiliensis* sobre *Drosophila melanogaster* o *D. suzukii* expresada en mortalidad de adultos con respecto al testigo. Medias con la misma literal entre huéspedes de una misma especie de parasitoide, no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

6. DISCUSIÓN

Las dos especies de drosofilidos estudiadas presentaron sistemas de defensa (encapsulación y melanización) sobre los parasitoides *L. boulandi* y *G. brasiliensis*, lo que se puede explicar por el hecho de que varias especies de drosofilidos presentan alta producción de hemocitos en su etapa larval, lo que se ha relacionado con su capacidad de encapsular huevos de parasitoides de larva, particularmente de figítidos (Rizki *et al.* 1990; Rizki y Rizki 1992; Kraaijeveld *et al.* 2001; Eslin y Prevost 1998; Sorrentino *et al.* 2004; Moreau *et al.* 2005). La coevolución ha permitido que la producción de hemocitos sea una forma de defensa contra los parasitoides más comunes (Kacsoh y Schlenke 2012), pero esto puede diferir entre especies, como quedó demostrado en el presente estudio. Lo anterior puede deberse a que *D. sukuzii* produce mayor cantidad de hemocitos (plasmocitos, podoocitos y células cristal) que *D. melanogaster*, por lo que tiene mayor capacidad de encapsular, melanizar y consecuentemente sobrevivir al ataque de parasitoides (Eslin y Prevost 1998; Carton y Nappi 2001; Kacsoh y Schlenke 2012; Chabert *et al.* 2013).

Para explicar el parasitismo exitoso de *L. boulandi* y *G. brasiliensis* en *D. melanogaster*, además de la posible baja capacidad de producción de hemocitos en ciertas poblaciones del huésped, también se debe considerar la intervención de partículas virales que modifican las interacciones huésped-parasitoide (Chiu y Govind 2002; Morales *et al.* 2005; Gueguen *et al.* 2011). En los parasitoides del género *Leptopilina*, estas partículas virales se inyectan durante la oviposición limitando la capacidad del huésped para encapsular los huevos y por consecuencia, lograr éxito en el parasitismo (Dupas *et al.* 1996; Chiu *et al.* 2006; Gueguen *et al.* 2011 y Gatti *et al.* 2012), pero seguramente la habilidad de escapar a este

mecanismo debe ser también inherente a cada población de *Drosophila*, esto podría explicar en parte los resultados obtenidos en este trabajo y explicaría, en el caso del parasitoide *L. boulandi*, que a pesar de que hubo encapsulación de huevos, se observó la emergencia de más del 70% de larvas de primer ínstar, pero ninguna logró sobrevivir porque seguían atrapadas en la cápsula que se formó en el estado de huevo.

Como ya se indicó, el parasitismo por cualquiera de las dos especies de parasitoides (*L. boulandi*/*G. brasiliensis*) sobre *D. suzukii*, no prosperó, pero ocasionó la muerte del huésped, en todos los casos exitosos de parasitismo. Algunos autores han señalado que la muerte *D. suzukii*, ante este parasitismo no exitoso de figítidos, pudiera asociarse al alto costo energético de su respuesta inmune y a una baja tasa de alimentación (Fellowes *et al.* 1999; Kacsoh y Schlenke 2012; Lynch *et al.* 2016; Mazzetto *et al.* 2016; Knoll *et al.* 2017).

Una hipótesis para explicar la supervivencia, tanto del huésped como de los parasitoides de larva, depende de la especificidad de cada cepa de moscas y parasitoides, es decir, entre poblaciones de una misma región pueden existir diferencias en el comportamiento, efectividad y supervivencia de los organismos (Kraaijeveld y Godfray 1999; Fellowes y Godfray 2000; Rossi-Stacconi 2015; Mazzetto *et al.* 2016). Probablemente las poblaciones o razas de *L. boulandi* y *G. brasiliensis* empleados en este trabajo, recolectados en las dos zonas agrícolas en México, se han reproducido por más tiempo en drosófilidos diferentes a *D. suzukii*, entre ellos *D. melanogaster*. En consecuencia, aún no hay suficiente presión de selección para ver si algunos individuos del parasitoide pueden adaptarse a explotar a este nuevo huésped (*D. suzukii*) y ante la abundancia de huéspedes alternos; esta

explicación podría ser más aceptable ya que *D. suzukii* es una plaga exótica y de reciente introducción en México.

Aunque ambos parasitoides no completaron su desarrollo sobre *D. suzukii* y prefieren ovipositar sobre *D. melanogaster* en una proporción aproximada de 1:2, aparentemente podrían contribuir en el manejo de *D. suzukii*, al provocar la muerte por oviposición. Es importante considerar que en condiciones de campo, están presentes poblaciones de larvas tanto de *D. suzukii* como *D. Melanogaster*, así como de otros huéspedes alternos (Dreves *et al.* 2014; SENASICA 2014) y que esta condición también favorece la presencia de los parasitoides figítidos.

Al parecer, existen al menos dos escenarios para continuar buscando parasitoides de larvas como alternativas biológicas para el control de *D. suzukii*. La primera, sería considerar una exploración de más lugares del continente o del mundo, para conocer la respuesta de otros parasitoides u otras razas de estos mismos parasitoides de larvas de *D. suzukii*. Lo anterior, tiene su fundamento en los trabajos de varios autores quienes encontraron poblaciones de *G. brasiliensis* que se desarrollaron de forma normal sobre *D. suzukii* (Buffington y Forshage 2016; Nomano *et al.* 2017; Girod *et al.* 2018, 2019). La segunda ruta es explorar la posibilidad de realizar liberaciones masivas de *L. boulandi* y *G. brasiliensis* para contribuir en el control de las poblaciones de *D. suzukii* en campo, considerando simplemente su papel como agente de mortalidad, aunque no haya establecimiento sobre este huésped. Ambas sugerencias tendrán que considerar primero la factibilidad biológica y económica de las propuestas mediante estudios en campo antes de ser ofrecidas como alternativas para ser incorporadas en un programa de Manejo Integrado de Plagas.

7. CONCLUSIONES

La mosca del vinagre de alas manchadas *D. suzukii* presentó sistemas de defensa (encapsulación y melanización) ante el ataque de los parasitoides *Leptopilina boulardi* y *Ganaspis brasiliensis*; adicionalmente, en todos los casos de parasitismo exitoso, estas especies ocasionaron la muerte de *D. suzukii*.

Ambos parasitoides (*L. boulardi* y *G. brasiliensis*) prefieren ovipositar sobre *D. melanogaster* que sobre *D. suzukii*, sin embargo, al provocar la muerte por oviposición de esta última, por su establecimiento en huéspedes alternos como *D. melanogaster* en campo y por el éxito en el parasitismo en otras partes del mundo, continua abierta la posibilidad de estudiar la interacción de estos parasitoides sobre *D. suzukii*.

8. LITERATURA CITADA

- Allemand, R., C. Lemaitre, F. Frey, M. Boulétreau, F. Vavre, G. Nordlander, J. Van Alphen, Y. Carton. 2002. Phylogeny of six African *Leptopilina* species (Hymenoptera: Cynipoidea, Figitidae), parasitoids of *Drosophila*, with description of three new species. *Ann Soc Entomol Fr.* 38(4): 319-332.
- Asplen, M. K., G. Anfora, A. Biondi, D. S. Choi, D. Chu, K. M. Daane, P. Gibert, A. P. Gutierrez, K. A. Hoelmer, W. D. Hutchison, R. Isaacs, Z. L. Jiang, Z. Karpati, M. T. Kimura, M. Pascual, C. R. Philips, C. Plantamp, L. Ponti, G. Vetek, H. Vogt, V. M. Walton, Y. Yu, L. Zappala, N. Desneux. 2015. Invasion biology of spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *J Pest Sci.* 88: 469-494.
- Barbotin, F., Y. Carton, S. Kelner-Pillault. 1979. Morphologie et biologie de *Cothonaspis (Cothonaspis) boulandi* n. sp., parasite de drosophiles. *Bull Soc Entomol Fr.* 84: 20-26.
- Beers, E. H., R. A. Van Steenwyk, P. W. Shearer, W. W. Coates, J. A. Grant. 2011. Developing *Drosophila suzukii* management programs for sweet cherry in the western United States. *Pest Manag Sci.* 67: 1386-1395.
- Bolda, M. P., R. E. Goodhue, F. G. Zalom. 2010. Spotted wing drosophila: potential economic impact of a newly established pest. *Agricultural and Resource Economics Update*, University of California, Giannini Foundation. 13: 5-8.
- Bruck, D. J., M. Bolda, L. Tanigoshi, J. Klick, J. Kleiber, J. DeFrancesco, B. Gerdeman, H. Spitler. 2011. Laboratory and field comparisons of insecticides to reduce infestation of *Drosophila suzukii* in berry crops. *Pest Manag Sci.* 67: 1375-1385.
- Buffington, M. L., M. Forshage. 2016. Redescription of *Ganaspis brasiliensis* (Ihering, 1905), new combination (Hymenoptera: Figitidae). A natural enemy of the invasive *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae). *Proc Entomol Soc Wash.* 118: 1-13.
- CABI, 2019. Invasive Species Compendium. *Drosophila suzukii* (spotted wing drosophila) Consulta en línea en junio de 2019 en <https://www.cabi.org/ISC/datasheet/109283>.
- Calabria, G., J. Máca, G. Bachli, L. Serra, M. Pascual. 2012. First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *J Appl Entomol.* 136: 139-147.
- Carton, Y., A. J. Nappi. 2001. Immunogenetic aspects of the cellular immune response of *Drosophila* against parasitoids. *Immunogenetics* 52: 157-164.
- Chabert, S., R. Allemand, M. Poyet, N. Ris, P. Gibert. 2013. *Drosophila suzukii*, vers une lutte biologique contre ce ravageur des fruits rouges. *Phytoma-La Défense des végétaux* 660: 34-38.

- Chiu, H. S., Govind. 2002. Natural Infection of *D. melanogaster* by virulent parasitic wasps induces apoptotic depletion of hematopoietic precursors. *Cell Death Differ.* 9 (12): 1379-1381.
- Chiu, H.L., J. Morales, S. Govind. 2006. Identification and immuno-electron microscopy localization of p40, a protein component of immune suppressive virus-like particles from *Leptopilina heterotoma*, a virulent parasitoid wasp of *Drosophila*. *J Gen Virol.* 87: 461-470.
- Cini, A., C. Ioriatti, G. Anfora. 2012. A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *B Insectol.* 65: 149-160.
- Comisión Federal para la Protección Contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS). 2016. Catálogo de plaguicidas 2016. Consulta en línea en enero de 2018 en: <http://www.cofepris.gob.mx/AZ/Paginas/Plaguicidas%20y%20Fertilizantes/CatálogoPlaguicidas.aspx>
- Cuthbertson, A. G. S., D. A. Collins, L. F. Blackburn, N. Audsley, H. A. Bell. 2014a. Preliminary Screening of Potential Control Products against *Drosophila suzukii*. *Insects* 5: 488-498.
- Cuthbertson, A.G.S., Blackburn L.F., Audsley N. 2014b. Efficacy of Commercially Available Invertebrate Predators against *Drosophila suzukii*. *Insects* 5: 952-960.
- Daane, K. M., X. G. Wang, A. Bondi, B. Miller, J. C. Miller, R. Helmut, P. W. Shearer, E. Guerrieri, M. Giorgini, M. Buffington, K. Achterberg, Y. Song, T. Kang, H. Yi, C. Jung. 2016. First exploration of parasitoids of *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological agents. *J Pest Sci.* 89(3): 823-835.
- dos Santos, L. A., M. F. Mendes, A. P. Krüger, M. L. Blauth, M. S. Gottschalk, F. R. M. Garcia. 2017. Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *PLoS ONE* 12(3): e0174318.
- Dreves, A.J., A. Cave, J. Lee. 2014. Detailed guide for testing fruit for the presence of spotted wing (SWD) larvae. En: Oregon State University Extension, OSU Extension Service Pub. No. 9096, Pp 9.
- Dupas, S., M. Brehelin, F. Frey, Y. Carton. 1996. Immune suppressive virus-like particles in a *Drosophila* parasitoid: significance of their intraspecific morphological variations. *Parasitology* 113: 207-212.
- Escudero, C. L. A. 2016. Métodos de control para *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae); una nueva plaga de frutales que se ha extendido mundialmente. *Rev Agron Noroeste Argent.* 36(1): 19-31.
- Eslin, P., G. Prevost. 1998. Hemocyte load and immune resistance to *Asobara tabida* are correlated in species of the *Drosophila melanogaster* subgroup. *J Insect Physiol* 44: 807-816.

- Fellowes, M. D. E., A. R. Kraaijeveld, H. C. J. Godfray. 1999. The relative fitness of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) that have successfully defended themselves against the parasitoid *Asobara tabida* (Hymenoptera: Braconidae). *J Evolution Biol.* 12: 123-128.
- Fellowes, M. D. E., H. C. J. Godfray. 2000. The evolutionary ecology of resistance to parasitoids by *Drosophila*. *Heredity* 84: 1-8.
- García-Ávila, C. J., D. Bravo-Pérez, I. Ruiz-Galván, G. Romero-Gómez, A. Quezada-Salinas, S. Hernández-Pablo, J. A. López-Buenfil, J. G. Florencio-Anastasio, R. González-Gómez, N. Acevedo-Reyes. 2016. Presencia de la mosca del vinagre de las alas manchadas *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) en México. *Entomol Mex.* 3: 354-360.
- García-Cancino, M. D., A. González-Hernández, J. González-Cabrera, G. Moreno-Carrillo, J. A. Sánchez-González, H. C. Arredondo Bernal. 2015. Parasitoides de *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) en Colima, México. *Southwest Entomol.* 40: 855-858.
- Gatti, J. I., A. Schmitz, D. Colinet, M. Poirié, N. E. Beckage, J. M. Drezen. 2012. Diversity of virus-like particles in parasitoids' venom. In: Beckage, N.E., Drezen, J.M. (Eds.), *Parasitoid Viruses, Symbionts and Pathogens*, Academic Press, London, UK, 2012, pp. 181-192.
- Giorgini, M., X. G. Wang, Y. Wang, F. S. Chen, E. Hougardy, H. M. Zhang, Z. Q. Che, E. Guerrieri. 2019. Exploration for native parasitoids of *Drosophila suzukii* in China reveals a diversity of parasitoid species and narrow host range of the dominant parasitoid. *J Pest Sci.* 92 (2): 509-522.
- Girod, P., O. Lierhmann, T. Urvois, T. C. J. Turlings, M. Kenis, T. Haye. 2018. Host specificity of Asian parasitoids for potential classical biological control of *Drosophila suzukii*. *J Pest Sci.* 91: (4) 1241–1250.
- Global MRL Database. 2018. Pesticide MLRs. Bryant Chrystie Inc. Consulta en línea en Enero de 2018 en: <https://www.globalmrl.com/db#pesticides/query>
- Goodhue, R. E., M. Bolda, D. Farnsworth, J. C. Williams, & F. G. Zalom. 2011. Spotted wing drosophila infestation of California strawberries and raspberries: economic analysis of potential revenue losses and control costs. *Pest Manag Sci.* 67: 1396-1402.
- González-Cabrera, J., M. D. García-Cancino, G. Moreno-Carrillo, J.A. Sánchez-González, H. C. Arredondo-Bernal. 2018. Fresh banana as an alternative host for mass rearing *Drosophila suzukii*. *B. Insectol.* 71(1): 65-70.
- Gueguen, G., R. Rajwani, I. Paddibhatla, J. Morales, S. Govind. 2011. VLPs of *Leptopilina boulardi* share biogenesis and overall stellate morphology with VLPs of the heterotoma clade. *Virus Res.* 160: 159-165.

- Harris, D. W., Hamby K. A., Wilson H. E., Zalom F. G. 2014. Seasonal monitoring of *Drosophila suzukii* in a mixed fruit production system. *J Asia-Pac Entomol.* 17: 857-864.
- Haviland, D. R., E. H. Beers. 2012. Chemical control programs for *Drosophila suzukii* that comply with international limitations on pesticide residues for exported sweet cherries. *J Integrated Pest Manag.* 3(2): 1-6.
- Haye, T., P. Girod, A. G. S. Cuthbertson, X. G. Wang, K. M. Daane, K. A. Hoelmer, C. Baroffio, J. P. Zhang, N. Desneux. 2016. Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *J Pest Sci.* 89: 643-651.
- Kacsoh, B. Z., T. A. Schlenke. 2012. High Hemocyte Load Is Associated with Increased Resistance against Parasitoids in *Drosophila suzukii*, a Relative of *D. melanogaster*. *PLoS ONE* 7(4): e34721.
- Kaçar, G., X. G. Wang, A. Biondi, K. M. Daane. 2017. Linear functional response by two pupal *Drosophila* parasitoids foraging within single or multiple patch environments. *PLoS ONE* 12(8): e0183525.
- Kanzawa, T. 1939. Studies on *Drosophila suzukii* Mats. *Rev Appl Ent.* 29:622 (Abstract).
- Kimura, M. T. 2004. Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distributions. *Oecologia*, 140(3): 442-449.
- Knoll, V., T. Ellenbroek, J. Romeis, J. Collatz. 2017. Seasonal and regional presence of hymenopteran parasitoids of *Drosophila* in Switzerland and their ability to parasitize the invasive *Drosophila suzukii*. *Sci Rep.* 7: 40697.
- Kopelman, A. H., P. C. Chabora. 1984. Immature stages of *Leptopilina bouvardi* (Hymenoptera: Eucoilidae), a protelean parasite of *Drosophila* spp. (Diptera: Drosophilidae). *Ann Entomol Soc Am.* 77(3): 264-269.
- Kopelman, A. H., P. C. Chabora. 1992. Resource variability and life history parameters of *Leptopilina bouvardi* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Ann Entomol Soc Am.* 85: 195-199.
- Kraaijeveld, A. R., H. C. J. Godfray, 1999. Geographic patterns in the evolution of resistance and virulence in *Drosophila* and its parasitoids. *Am Nat.* 153: S61-S74.
- Kraaijeveld, A. R., K. A. Hutcheson, E. C. Limentani, H. C. J. Godfray. 2001. Costs of counterdefenses to host resistance in a parasitoid of *Drosophila*. *Evolution* 55: 1815-1821.
- Lee, J. C., D. J. Bruck, A. J. Dreves, C. Ioriatti, H. Vogt, P. Baufeld. 2011. In focus: spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Manag Sci.* 67: 1349-1351.

- Lee, J.C., A. J. Dreves, A. M. Cave, S. Kawai, R. Isaacs, J. C. Miller, Svan Timmeren, D. J. Bruck. 2015. Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *An Entomol Soc America*. 108(2): 117-129.
- Lynch, Z. R., T. A. Schlenke, J. C. de-Roode. 2016. Evolution of behavioural and cellular defences against parasitoid wasps in the *Drosophila melanogaster* subgroup. *J Evolution Biol*. 29: 1016-1029.
- Mazzetto, F., E. Marchetti, N. Amiresmaeili, D. Sacco, S. Francati, C. Jucker, M. L. Dindo, D. Lupi, L. Tavella. 2016. *Drosophila* parasitoids in northern Italy and their potential to attack the exotic pest *Drosophila suzukii*. *J Pest Sci*. 89: 837-850.
- Mitsui, H., K. H. Takahashi, M. T. Kimura. 2006. Spatial distributions and clutch sizes of *Drosophila* species ovipositing on cherry fruits of different stages. *Popul Ecol*. 48(3): 233-237.
- Mitsui, H., M. T. Kimura. 2010. Distribution, abundance and host association of two parasitoid species attacking frugivorous drosophilid larvae in central Japan. *Eur J Entomol*. 107(4): 535-540.
- Morales, J., H. Chiu, T. Oo, R. Plaza, S. Hoskins, S. Govind. 2005. Biogenesis, structure, and immune-suppressive effects of virus-like particles of a *Drosophila* parasitoid, *Leptopilina victoriae*. *J Insect Physiol*. 51(2): 181-195.
- Moreau, S. J. M., S. Guillot, C. Populaire, G. Doury, G. Prevost, P. Eslin. 2005. Conversely to its sibling *Drosophila melanogaster*, *D. simulans* overcomes the immunosuppressive effects of the parasitoid *Asobara citri*. *Dev Comp Immunol*. 29: 205-209.
- Moreno-Carrillo, G., B. Rodríguez-Vélez, J. A. Sánchez-González y H. C. Arredondo-Bernal. 2015. Trampeo y Registro del Parasitoide *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) (Hymenoptera: Pteromalidae) sobre *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) en México. *Southwest Entomol*. 40: 199-203.
- Norlander, G. 1980. Revision of the genus *Leptopilina* Förster, 1869, with notes on the status of some other genera (Hymenoptera, Cynipoidea: Eucoilidae). *Insect Syst Evol*. 11(4): 428-453.
- Rizki, T. M., R. M. Rizki, Y. Carton. 1990. *Leptopilina heterotoma* and *L. boulandi*: Strategies to Avoid Cellular Defense Responses of *Drosophila melanogaster*. *Exp Parasitol*. 70: 466-475.
- Rizki, T. M., R. M. Rizki. 1992. Lamellocyte Differentiation in *Drosophila* Larvae Parasitized by *Leptopilina*. *Dev Comp Immunol*. 16:103-110.
- Rossi-Stacconi, M. V., M. Buffington, K. M. Daane, D. T. Dalton, A. Grassi, G. Kaçar, B. Miller, J. C. Miller, N. Baser, C. Ioriatti, V. M. Walton, N. G. Wiman, X. wang,

- G. Anfora. 2015. Host stage preference, efficacy and fecundity of parasitoids attacking *Drosophila suzukii* in newly invaded areas. *Biol Control*. 84: 28-35.
- Rossi-Stacconi, M. V. R., A. Panel, N. Baser, C. Ioriatti, T. Pantezzi, G. Anfora. 2017. Comparative life history traits of indigenous Italian parasitoids of *Drosophila suzukii* and their effectiveness at different temperatures. *Biol Control* 112: 20-27.
- Rossi-Stacconi, M.V., N. Amiresmaeili, A. Biondi, C. Carli, S. Caruso, M. L. Dindo, S. Francati, A. Gottardello, A. Grassi, D. Lupi, E. Marchetti, F. Mazzetto, N. Mori, T. Pantezzi, L. Tavella, G. Tropea-Garzia, L. Tonina, G. Vaccari, G. Anfora, C. Ioriatti. 2018. Host location and dispersal ability of the cosmopolitan parasitoid *Trichopria drosophilae* released to control the invasive spotted wing *Drosophila*. *Biol Control* 117: 188-196.
- Rossi-Stacconi, M. V., A. Grassi, C. Ioriatti, G. Anfora. 2019. Augmentative releases of *Trichopria drosophilae* for the suppression of early season *Drosophila suzukii* populations. *Biol Control*. 64(1): 9-19.
- Shankar, R. K., T. H. Shankarappa, B. A. Rahimi, M. V. Satish. 2019. Review of Trends in Strawberry Research from 1960 to 2016, *J Agr Food Inform*. 20(1): 25-38.
- SAS Institute. 2002. The SAS System SAS Institute 2002 for Windows. Version 9.0.
- Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). 2013. Mosca del vinagre de alas manchadas (*Drosophila suzukii* Matsumura). Dirección General de Sanidad Vegetal – Sistema Nacional de vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria. México, D. F. Ficha Técnica No. 7. 22 p.
- Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). 2014. Manual para el Manejo Fitosanitario de la Mosca del Vinagre de alas Manchadas (*Drosophila suzuki* Matsumura). Dirección General de Sanidad Vegetal. Consulta en línea en enero de 2019 en: https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/122073/Manual_operativo_para_su_manejo_fitosanitario.pdf.
- Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). 2018. Programas de trabajo mosca del vinagre de alas manchadas 2018. Dirección General de Sanidad Vegetal. Consulta en línea en agosto de 2019 en: <https://www.gob.mx/senasica/documentos/programas-de-trabajo-mosca-del-vinagre-de-alas-manchadas>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2017a. Atlas agroalimentario 2017. Consulta en línea en enero de 2019 en: http://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2016/Atlas-Agroalimentario-2017.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2017b. Resumen de la producción. Consulta en línea en enero de 2019 en: <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/>.

- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2018. Atlas agroalimentario 2012-2018. Consulta en línea en enero de 2019 en: http://nube.siap.gob.mx/gobmx_publicaciones_siap/pag/2016/Atlas-Agroalimentario-2012-2018.
- Sorrentino, R. P., J. P. Melk, S. Govind. 2004. Genetic analysis of contributions of dorsal group and JAK-Stat92E pathway genes to larval hemocyte concentration and the egg encapsulation response in *Drosophila*. *Genetics* 166: 1343-1356.
- Timmeren, S., R. Isaacs. 2013. Control of spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, by specific insecticides and by conventional and organic crop protection programs. *Crop Protection* 54: 126-133.
- Tochen, S., D. Dalton, N. Wiman, C. Hamm, P. Shearer, V. Walton. 2014. Temperature-related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. *Environ Entomol.* 43(2): 501-510.
- Walsh, D. B., M. P. Bolda, R. E. Goodhue, A. J. Dreves, J. Lee, D. J. Bruck, M. W. Vaughn, S. D. O'Neal, F. G. Zalom. 2011. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *J Integr Pest Manage.* 2: 1-7.
- Wang, X. G., G. Kaçar, A. Biondi, K. M. Daane. 2016. Life-history and host preference of *Trichopria drosophilae*. *BioControl* 61: 387-397.
- Wang, X. G., A. H. Nance, J. M. L. Jones, K. A. Hoelmer, K. M. Daane. 2018. Aspects of the biology and reproductive strategy of two Asian larval parasitoids evaluated for classical biological control of *Drosophila suzukii*. *Biol Control* 121: 58-65.
- Wiman, N. G., V. M. Walton, D. T. Dalton, G. Anfora, H. J. Burrack, J. C. Chiu, K. M. Daane, A. Grassi, B. Miller, S. Tochen, X. Wang, C. Ioriatti. 2014. Integrating temperature-dependent life table data into a matrix projection model for *Drosophila suzukii* population estimation. *Plos One* 9(9): e106909.
- Woltz, J. M., K. M. Donahue, D. J. Bruck, J. C. Lee. 2015. Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *J Appl Entomol.* 139: 759-770.