



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

POSTGRADO DE FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

## **Efectos de la calidad del huésped y edad del parasitoide en la proporción sexual de *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)**

**GABRIELA GUADALUPE ESCUDERO GIFFARD**

**T E S I S**

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

**2011**

La presente tesis titulada: “Efectos de la calidad del huésped y edad del parasitoide en la proporción sexual de *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)”, realizada por la alumna **Gabriela Guadalupe Escudero Giffard**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS  
FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA**

**CONSEJO PARTICULAR**

Consejero:



Dr. J. Refugio Lomeli Flores

Asesor:



Dr. Esteban Rodríguez Leyva

Asesor:



M.C. Emilio Castillo Márquez

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Octubre 2011

# Efectos de la calidad del huésped y edad del parasitoide en la proporción sexual de *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)

Gabriela Guadalupe Escudero Giffard, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2011.

**RESUMEN.** *Tamarixia triozae* (Burks) es un ectoparasitoide solitario sinovigénico, el cual es considerado como un agente de control biológico potencial de *Bactericera cockerelli* (Sulc). En liberaciones masivas de parasitoides, la proporción sexual que favorece a hembras es un factor que incrementa los niveles de éxito, por lo que este estudio tuvo como finalidad determinar los efectos de la calidad del huésped, y la edad del parasitoide, en la proporción sexual de *T. triozae*. Se considero calidad del huésped, a la talla de las ninfas de *B. cockerelli*. Los resultados mostraron que las hembras asignaron mayor descendencia hembra en huéspedes con más recursos, con un máximo de 10 hembras por cada macho entre las tallas de los huéspedes de 1370 and 1570  $\mu\text{m}$ . La talla del adulto de *T. triozae* fue directamente relacionada con la talla del huésped y se observó que los parasitoides más grandes emergieron de ninfas de mayor talla y además fueron hembras, mientras que la mayoría de los adultos de menor talla fueron machos. La edad de la hembra parasitoide influyó en la proporción sexual de la progenie, ya que la proporción de hembras en la descendencia se incrementó progresivamente, mientras que la de los machos fue relativamente constante durante todo el periodo de oviposición. La proporción sexual de hembras de *T. triozae* en los primeros 20 días de duración de la vida del adulto fue significativamente mayor que la de los machos, y después del día 25 el número de hembras fue mínimo.

**Palabras clave:** *Bactericera cockerelli*, control biológico, parasitoides, proporción sexual.

## **Host quality and parasitoid age effects on sex ratio of *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)**

Gabriela Guadalupe Escudero Giffard, M.C.  
Colegio de Postgraduados, 2011.

**ABSTRACT.** *Tamarixia triozae* (Burks), a solitary sinovigenic ectoparasitoid, might be a potential biological control agent on *Bactericera cockerelli* (Sulc) through an augmentative biological control program but little is known about its reproductive biology. Laboratory rearings of this wasps had been developed and there are some interesting questions about the way to improve sexual ratio, thus the objective on the presente study was to determine the effect of host quality, and female parasitoid age on *T. triozae* sex ratio. The host quality in this study was represented by the nymph size of *B. cockerelli*. Results of the present study showed that *T. triozae* females allocated more females offspring in hosts with more resources, with a maximum of 10 females for each males in the hosts sizes range from 1370 to 1570  $\mu\text{m}$  long. *T. triozae* adult size was directly related to host size, larger parasitoids emerged from larger nymphs and most of them were females; meanwhile, adults of smaller sizes were mostly males. Female parasitoid age had a significant influence on offspring sex ratio. The ratio of females in the offspring increased progressively when parasitoid age increase, while that of males was relatively constant throughout the oviposition period. The female ratio of *T. triozae* in the first 20 days of life span was significantly higher than that of males, and after the day 25 the number of females was minimal.

**Key words:** *Bactericera cockerelli*, biological control, parasitoids, sex ratio.

## **DEDICATORIA**

A mi mamá **Guadalupe Giffard** y a mi papá **Gabriel Escudero**, con amor y gratitud, por haberme señalado el camino a seguir, por su amor y apoyo en todos mis proyectos.

## AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por la beca de posgrado para realizar mis estudios de Maestría en el área de Fitosanidad.

A **Koppert de México** por el apoyo económico y al **Colegio de Postgraduados** por el respaldo para el desarrollo de esta investigación. Este trabajo se desarrolló con recursos del programa de Estímulos a la Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación INNOVAPYME CONACYT No. 137255.

Al **Dr. José Refugio Lomeli Flores** y al **Dr. Esteban Rodríguez Leyva** por su asesoría en la dirección de esta investigación.

Al **M.C. Luis Emilio Castillo Márquez** por la asesoría en el análisis estadístico.

Al **Dr. J. Concepción Rodríguez Maciel** y al **MC. Jorge Ismael Tucuch Haas** por el apoyo brindado en la realización de esta investigación.

Al **M.C. Jorge Valdez Carrasco** por su ayuda en la obtención y procesamiento de imágenes.

A la **M.C. María Rebeca Peña Martínez** por su motivación y orientación para continuar con mi formación en el área de Entomología.

A mi maestra del Instituto Politécnico Nacional, la **Bióloga Hortensia Rosales Montellano**, por ser mi ejemplo a seguir en la investigación y docencia.

A mi familia y amigos.

# CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
2.1. Objetivo general.....	3
2.1.1. Objetivos específicos.....	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
3.1. Determinación Sexual en himenópteros parasitoides.....	4
3.2. Teorías de asignación del sexo.....	4
3.3. Proporción Sexual.....	5
3.3.1. Factores que influyen en la proporción sexual.....	6
3.3.1.1. Edad de los parasitoides.....	7
3.3.1.2. Talla de la hembra.....	8
3.3.1.3. Dieta de la hembra.....	8
3.3.1.4. Efecto de la talla del huésped en el tamaño del adulto parasitoide.....	8
3.3.1.5. Efecto de la talla, edad, sexo, y especie huésped.....	9
3.3.2. Proporción Sexual Paterna.....	9
3.3.3. Proporción Sexual Materna.....	10
3.3.4. Herencia Materna.....	10
3.3.4.1. Incompatibilidad Citoplásmica.....	11
3.3.4.2. Telitoquia mediada por <i>Wolbachia</i> .....	11
3.5. Genética de la proporción sexual.....	11
3.6. Selección de la proporción sexual de la descendencia y su importancia en el Manejo de la Proporción Sexual en Programas de Control Biológico.....	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1. Material Biológico.....	13
4.2. Cría del huésped.....	13
4.3 Cría del parasitoide.....	13
4.4. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide.....	14
4.5. Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de <i>T. triozae</i> .....	15
5. RESULTADOS.....	17
5.1. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide.....	17
5.2. Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de <i>T. triozae</i> .....	18
6. DISCUSIÓN.....	20

6.1. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide.....	20
6.2 Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de <i>T. triozae</i> .....	21
7. CONCLUSIONES.....	22
8. LITERATURA CITADA.....	23



## LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual de *T. triozae*. .....17
- Fig. 2.** Efecto de la talla de la ninfa huésped *B. cockerelli* (longitud) en la talla del parasitoide adulto *T. triozae* (longitud de la tibia posterior).....18
- Fig. 3.** Modelo de predicción y datos observados en la progenie de machos y hembras de *T. triozae* de acuerdo a la edad del parasitoide.....19
- Fig. 4.** Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae*.....19

# 1. INTRODUCCIÓN

Numerosas especies de himenópteros parasitoides manipulan la proporción sexual de su progenie en respuesta a cambios ambientales, edad del parasitoide, calidad y disponibilidad del huésped (Charnov, 1982; King, 1993; Godfray, 1994).

Trivers y Willard (1973) encontraron que las hembras con abundantes recursos para la reproducción invierten en ambos sexos, mientras que hembras con recursos limitados deben invertir en el sexo del cual obtienen más beneficios. En los parasitoides, la óptima disponibilidad de recursos se relaciona con una óptima selección del huésped. Un factor clave que afecta la asignación sexual de la progenie de parasitoides solitarios, es la talla o calidad del huésped (Charnov *et al.*, 1981).

*Tamarixia triozae* (Burks) es un ectoparasitoide solitario, idiobionte, sinovigénico y haplodiploide que ataca ninfas del psílido de la papa *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Pletsch, 1947; Johnson, 1971), y en algunas regiones de México se han observado niveles de parasitismo natural superiores al 80% en cultivos de solanáceas con la disminución del uso de insecticidas (Bujanos *et al.*, 2005; Bravo y López, 2007). Por lo tanto, esto es indicativo de su potencial de control biológico en el manejo de *B. cockerelli*.

El psílido de la papa, *B. cockerelli*, se ha reportado como uno de las plagas más importantes de Solanaceae en varias áreas agrícolas de México, Estados Unidos y Nueva Zelanda (Liu y Trumble, 2006; Munyaneza *et al.*, 2007a, 2007b; Liefiting *et al.*, 2008). Este psílido causa daño directo (“psyllid yellows”) por la inyección de toxinas durante la alimentación (Liu *et al.*, 2006); además, también causa daños indirectos por la transmisión de un complejo de enfermedades (Hansen *et al.*, 2008) causadas por fitoplasmas como la punta morada de la papa (Lee *et al.*, 2004; Rubio *et al.*, 2006; Alarcón-Rodríguez *et al.*, 2009) y el permanente del tomate (Garzón *et al.*, 2005). También es vector de la enfermedad “Zebra chip”, la cual es ocasionada por la alfaproteobacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum* (Lin *et al.*, 2009), y ha ocasionado pérdidas superiores a los 2 millones de dólares en cultivos de papa en Texas (Rosson *et al.*, 2009).

El control químico tradicional es la estrategia más común en contra de esta plaga; sin embargo se ha detectado resistencia a varios productos (Cerna-Chávez *et al.*, 2010a, 2010b). Adicionalmente la presión del mercado a reducir el uso de plaguicidas de alto riesgo al ambiente y salud humana (Pimentel, 2005), han llevado a la búsqueda de herramientas alternativas de manejo. Por consiguiente, otras alternativas como los plaguicidas bioracionales y el uso del control biológico natural e inducido ha sido considerado (Díaz *et al.*, 2002, 2005; Lomeli y Bueno, 2002; Tiscareño *et al.*, 2002; Yang *et al.*, 2010). Los resultados muestran que existen varios componentes promisorios para el diseño e implementación del control biológico en el manejo integrado del psílido de la papa en condiciones de campo e invernadero.

El control biológico incluye estrategias de manejo seguras, especialmente a través de la cría y liberación de parasitoides. Por lo que conocer los efectos de la calidad del huésped en la reproducción masiva de los parasitoides es relevante en la producción de agentes de control biológico de alta calidad y bajo costo. En crías masivas de himenópteros parasitoides, la sobreproducción de machos tiene un impacto negativo en los costos de producción y control (Heimpel y Lundgren, 2000), debido a que sólo las hembras son las que parasitan y consumen (matan) al o los huésped(es) por oviposición, alimentación o ambos (Chow y Heinz, 2005). Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la talla del huésped y la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae*; ya que se ha demostrado que estos factores influyen en el manejo de la proporción sexual en himenópteros parasitoides (Charnov *et al.*, 1981; King, 1987, 1993).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

Evaluar el efecto de la calidad del huésped *Bactericera cockerelli* y edad del parasitoide en la proporción sexual de la descendencia de *Tamarixia triozae*.

#### **2.1.1. Objetivos específicos**

**2.1.1.1.** Determinar el efecto de la talla del huésped en la proporción sexual de la descendencia de *Tamarixia triozae*.

**2.1.1.2.** Evaluar la influencia del tamaño del huésped en la talla de *Tamarixia triozae* y en la asignación sexual.

**2.1.1.3.** Determinar el efecto de la edad de *Tamarixia triozae* en la proporción sexual de su descendencia.

### 3. REVISIÓN DE LITERATURA

#### 3.1. Determinación Sexual en himenópteros parasitoides

Los factores genéticos, citoplásmicos y etológicos contribuyen a la determinación sexual en Hymenoptera. Estos factores están interrelacionados a través de la partenogénesis arrenotoquia, en la cual los huevos fertilizados se desarrollan como hembras y los huevos no fertilizados se desarrollan como machos. La arrenotoquia es el patrón dominante y ancestral de determinación sexual en himenópteros. La arrenotoquia es un subconjunto de la haplodiploidia, un sistema genético en el cual las hembras son diploides y los machos son haploides (Heimpel y de Boer, 2008).

El otro patrón haplodiploide principal de determinación sexual es la eliminación del genoma paterno, en el cual los machos se desarrollan de huevos fertilizados y son inicialmente diploides pero pierden en el desarrollo temprano el complemento de cromosomas paternos. La eliminación del genoma paterno ha sido encontrada sólo en tres especies de Hymenoptera (Heimpel y de Boer, 2008).

La telitoquia, en la cual hembras vírgenes dan origen sólo a hijas diploides, pueden también encontrarse en el Orden Hymenoptera. En algunas especies, la telitoquia está directamente relacionada con la arrenotoquia por bacterias endosimbiontes que llevan a la duplicación genómica en machos haploides, lo cual convierte a machos en hembras en el contexto de la arrenotoquia (Heimpel y de Boer, 2008).

#### 3.2. Teorías de asignación del sexo

Diferentes autores han postulado teorías sobre la asignación del sexo. Como la teoría de “**Calidad del Huésped**”, propuesta inicialmente por Trivers y Willard (1973), la cual postula que cuando el huésped varía en cantidad de recurso, entonces las hembras asignan el sexo que mayores beneficios obtenga en función del recurso encontrado. Vinson e Iwantsch (1980) definen la calidad del huésped como el estado o condición del huésped que influye en los procesos dinámicos de crecimiento, desarrollo y sobrevivencia del adulto parasitoide. Además varios estudios señalan que la calidad del huésped influye en la aptitud biológica de la progenie, y en la selección a favor de las hembras apareadas que manipulan la proporción sexual en respuesta a la distribución de calidad del huésped (Bull, 1981; Charnov *et al.*, 1981; King, 1993; Godfray, 1994).

Otra teoría de asignación del sexo es la teoría de “**Competencia local por apareamiento**”, postulada por Hamilton (1967), la cual señala que la proporción de sexos de la descendencia varía de acuerdo al número de hembras que explota un “parche” (área donde se encuentran concentrados los hospederos). Esta teoría señala lo siguiente: a) Si una hembra coloniza un parche, asignará suficientes hijos para fertilizar a sus hijas; b) Si algunas hembras colonizan y hay un alto grado de apareamiento entre hermanos, se asignarán los suficientes hijos para fertilizar a las hijas. c) Si muchas hembras colonizan un parche, cada hembra producirá suficientes machos para competir con los hijos de otras hembras. En un estudio con el parasitoide gregario *Cotesia flavipes*, Martínez y Bernal (2005) encontraron que las hembras asignan una menor cantidad de machos a la F<sub>1</sub> cuando la densidad inicial de machos es alta (proporción de 0.67 machos).

Otros factores que pueden afectar la proporción sexual de los parasitoides son: temperatura, fotoperiodo, problemas en el control de la espermateca o el agotamiento de los espermias, presencia de microorganismos, superparasitismo y variación genética en la asignación del sexo (Ikawa y Suzuki, 1982; Orzack y Parker, 1990). Además se ha estudiado como afectan a las proporciones sexuales las interacciones entre la endogamia y los mecanismos de determinación del sexo (Ebbert, 1992).

### **3.3. Proporción Sexual**

Se ha demostrado que varios factores influyen en la proporción sexual de la progenie de los parasitoides himenópteros. Proporciones sexuales distorsionadas se han asociado con factores de los padres, tales como edad materna, tamaño, número de apareamientos, y con efectos ambientales como la temperatura, fotoperiodo, humedad, e influencias estacionales (King, 1987). Las proporciones sexuales de los himenópteros también son influenciadas por elementos genéticos extracromosómicos, que pueden dar lugar a proporciones sesgadas a machos (paternal sex ratios), o proporciones sesgadas a hembras (maternal sex ratios) (Godfray, 1994).

Se han reportado formas graves de distorsión de la proporción sexual distintas a la telitoquia y a la producción de machos diploides. Los agentes responsables varían de extracromosomas que residen en el núcleo a organismos de transmisión citoplásmica incluyendo bacterias, virus y protozoarios (Hurst, 1993; Hurst *et al.*, 1996). Por regla general, alteran la proporción sexual hacia el sexo a través del cual se transmiten, por lo que se incrementa la proporción de hembras, ya que se heredan a través del citoplasma del huevo. Por ello se han denominado “elementos genéticos egoístas” que conducen a

un "conflicto intragenómico" entre los autosomas y el elemento que distorsiona la proporción sexual. Esta teoría predice que los genes supresores de distorsión de la proporción sexual se desarrollan en los autosomas (Werren, 1987; Hurst, 1992).

### **3.3.1. Factores que influyen en la proporción sexual**

Estudios de laboratorio y de campo sustentan que en alrededor de 100 especies en 16 familias de avispas parasitoides varios factores pueden influenciar las proporciones sexuales de la progenie (machos: hembras). Para la mayoría de las especies, la proporción sexual de la descendencia aumenta con uno o más de los siguientes factores: edad materna en oviposición o número de días desde la inseminación, edad del progenitor masculino o número de veces que ha copulado, temperaturas extremas, disminución del tamaño del huésped, edad, o calidad, densidad de avispas hembras, y el número de progenie por huésped. Otros factores que han demostrado que afectan la proporción sexual de la descendencia en algunas especies son: número de horas desde la inseminación, factores genéticos, talla de la madre, dieta materna, poliembrionía, fotoperiodo y humedad relativa, densidad y sexo del huésped (King, 1987).

Estos factores pueden afectar la proporción sexual de la descendencia a través de la manipulación de las hembras en la fertilización de sus huevos o mediante otros mecanismos, como la mortalidad diferencial o los cambios en la disponibilidad de los espermatozoides. El desarrollo teórico se ha enfocado principalmente en la manipulación por las hembras de la proporción sexual de su progenie en respuesta al tamaño del huésped o densidad de las hembras o ambos. Modelos del tamaño del huésped predicen una relación negativa entre la proporción sexual y el tamaño del huésped. Estos modelos asumen que el tamaño del huésped tiene un mayor efecto sobre el éxito reproductivo de las hembras que de machos (King, 1987).

Los modelos de competencia local por el apareamiento (Local Mate Competition LMC), predicen una relación positiva entre la proporción sexual de la progenie y la densidad de hembras. Un supuesto importante de estos modelos es que los machos se aparean principalmente en su zona natal. Para cada modelo, la mayoría de las especies examinadas cumplen con la predicción general del modelo, pero los modelos han sido rigurosamente probados sólo para unas pocas especies. Estas pruebas requieren datos que respalden los supuestos hechos y la evaluación de las explicaciones alternativas, en particular la proporción sexual de las diferencias que se deben a la mortalidad diferencial (King, 1987).

### 3.3.1.1. Edad de los parasitoides

Para la mayoría de las especies parasitoides, las hembras longevas producen más descendencia con alta proporción sexual que las hembras jóvenes. Tal incremento en la proporción sexual puede resultar del agotamiento del esperma o de la reducción del esperma viable. No todas las especies de avispas parasitoides siempre muestran un incremento de la proporción sexual de la descendencia con la edad de la madre (King, 1987).

Experimentos en dos especies, *Anisopteromalus calandrae* y *Opius concolor*, sugieren que las hembras viejas producen bajas proporciones sexuales. Para *O. concolor* ésta relación existe solo cuando las hembras ovipositan en huéspedes pequeños. Una explicación es que las hembras prefieren ovipositar machos en huéspedes pequeños y hembras en huéspedes grandes. Por lo tanto, cuando sólo se presentan con huéspedes pequeños, las hembras pueden ovipositar primero progenie de machos, reservando a la progenie hembra para los encuentros con huéspedes grandes. Debido a que cuando el encuentro con huéspedes grandes se prolonga, las hembras pueden empezar la oviposición de progenie hembra (van den Assem, Putters y Prins, 1984).

En *Aphytis melinus*, se ha observado que existe una relación entre la proporción sexual y la edad de la hembra progenitora, pero sólo para hembras de mayor talla. Éste resultado puede ser debido a que existe una relación positiva entre la talla de la hembra y la longevidad. Debido a que las hembras pequeñas no viven tanto como las hembras grandes (Abdelrahman, 1974), así que las hembras nunca tendrían esperma limitado. Por lo que hembras grandes pueden vivir el tiempo suficiente para sobrevivir con sus reservas de esperma.

La edad de la hembra al momento del apareamiento puede influir en la proporción sexual de su descendencia, si sus reservas de esperma disminuyen con la edad. Lo anterior se ha observado en machos de *Dahlbominus fuscipennis*, los cuales inseminaron a pocas hembras, en comparación de cuando tenían pocas horas de emergencia. Por lo que las hembras que inseminaban produjeron altas proporciones sexuales (Wilkes, 1963).

En similitud, se ha observado que al menos en otras siete especies, las proporciones sexuales se han incrementado con el número de veces que el macho previamente se ha apareado. El periodo de tiempo entre los apareamientos puede influir esta relación. Por lo que se ha observado que en machos de *Pachycrepoideus vindemiae* muestran agotamiento del esperma cuando se aparean con múltiples hembras en sucesión rápida.



Sin embargo, ellos reponen su suministro de esperma después de 30 minutos (Nadel y Luck, 1985).

Si la edad de los progenitores (hembra o macho) influye en la proporción sexual de la progenie para una especie en particular puede depender en parte de si el suministro de esperma es limitado para las hembras y machos, respectivamente. Por lo que para determinar si el agotamiento de esperma puede ocurrir en condiciones naturales o artificiales de laboratorio se debe registrar la siguiente información: longevidad de ambos sexos, frecuencia de oviposición, y frecuencia de apareamiento de los machos (King, 1987).

### **3.3.1.2. Talla de la hembra**

La talla de la hembra influye en la proporción sexual de la progenie de las avispas parasitoides. En *Aphytis melinus*, la proporción sexual se incrementa con la edad de las hembras de mayor talla, pero no en las hembras pequeñas. Así que la duración de tiempo de las proporciones sexuales es baja para las hembras pequeñas. Similarmente, las hembras de talla mediana y pequeña de *Trichogramma brevicapillum* producen proporciones sexuales bajas en hembras en comparación a las hembras de mayor talla (Pak y Oatman, 1982).

### **3.3.1.3. Dieta de la hembra**

El tamaño de la hembra es otro factor que puede influir en la proporción sexual de la progenie. Hembras de *Bracon hebetor* se alimentan de huéspedes y miel, y producen proporciones sexuales altas en comparación a las hembras que sólo se alimentan del huésped. Esto puede ser debido a que la longevidad se incrementa en hembras que recibieron miel en la dieta, en estas especies las hembras más viejas producen exclusivamente progenie de machos (Rotary y Guerling, 1973).

### **3.3.1.4. Efecto de la talla del huésped en el tamaño del adulto parasitoide**

Se ha demostrado que existe una correlación positiva entre la talla del huésped y la talla del adulto parasitoide en algunas especies de avispas solitarias. Para las especies solitarias *Hyposoter exiguae* (Jowyk y Smilowitz, 1978) y *Roptrocerus xylophagorum* (Samson, 1984), el porcentaje se incrementa con el tamaño de huéspedes pequeños a grandes son de mayor talla las hembras que los machos. Sin embargo, para *Apanteles*

*rubecula* y *Spalangia cameroni* en condiciones de laboratorio, el porcentaje se incrementa y es independiente del sexo (Nealis *et al.*, 1984; Legner, 1969; King, 1987).

### **3.3.1.5. Efecto de la talla, edad, sexo, y especie huésped**

La talla del huésped se ha demostrado que tiene influencia en la proporción sexual de varias especies de avispas parasitoides. Para las especies estudiadas, la proporción sexual de las avispas emergidas de huéspedes grandes es baja en comparación a las emergidas de huéspedes pequeños, con algunas excepciones (King, 1987).

La edad del huésped (o ínstar) es algunas veces utilizado como medida de la talla del huésped, debido a una correlación positiva entre las dos variables. Para la mayoría de las especies, la proporción sexual decrece con el incremento de la edad del huésped. Para *Trichogramma japonicum* y *T. semifumatum*, la proporción sexual es baja de las avispas que emergidas de huéspedes viejos en contraste con los huéspedes jóvenes, esto debido al hecho de que los huéspedes viejos tienen más recursos. Ambas especies son parasitoides de huevos. Sin embargo en *Nasonia vitripennis* la proporción sexual de las avispas emergidas de huéspedes viejos es alta en contraste con los huéspedes jóvenes (Wylie, 1963).

### **3.3.2. Proporción Sexual Paterna**

La distorsión de la proporción sexual es el elemento de la proporción sexual paterna (Paternal Sex Ratio PSR) (Werren *et al.*, 1981, 1987; Werren, 1991), la cual se debe a un cromosoma supernumerario y se ha reportado en la avispa parasitoide *Nasonia vitripennis* que está presente en algunos machos. Los machos portan el factor extracromosómico que causa hembras y se aparean para producir progenie de machos, a pesar de que su esperma fertiliza los óvulos de la hembra. El elemento PSR destruye los cromosomas que se derivan del núcleo espermático después de la fecundación del óvulo. Los cromosomas maternos no se ven afectados y porque PSR sobrevive, el embrión resultante se convierte en un macho haploide PSR-sustituto. Por lo tanto, PSR convierte huevos diploides (hembra) en huevos haploides PSR (machos). Se considera un elemento genético “egoísta”, ya que elimina por completo los genes de su huésped de cada generación (Nur *et al.*, 1988).

### 3.3.3. Proporción Sexual Materna

El factor de Proporción Sexual Materna (Maternal Sex Ratio MSR) es otra distorsión de la proporción sexual que se ha registrado en *Nasonia vitripennis*. Las hembras producen prole que consiste sólo de hijas, o rara vez contienen uno o unos pocos machos. La naturaleza del elemento MSR se desconoce, pero se hereda citoplásmicamente y probablemente implica una variante mitocondrial que de alguna manera afecta el control de la hembra en la espermateca (Skinner, 1982).

### 3.3.4. Herencia Materna

Las hembras heredan endosimbiontes que matan a los machos, pero no a las hembras huésped durante la embriogénesis, esto se ha reportado para varios insectos, en particular para escarabajos coccinélidos y avispas parasitoides (Hurst, 1991). Varios taxa microbianos ampliamente divergentes están involucrados como *Rickettsia*, *Wolbachia*, *Rickettsia*, espiroplasmas y *Flavobacteria* (Hurst *et al.*, 1996). La presencia de microorganismos puede ser determinada fácilmente, y su identidad establecida, con métodos moleculares como la amplificación por PCR y los cebadores adecuados. *Arsenophonus nasoniae* es otra bacteria que causa la muerte del hijo (“son-killer”) en *N. vitripennis* (Huger *et al.*, 1985; Skinner, 1985b; Werren *et al.*, 1986; Gherna *et al.*, 1991). Se produce en frecuencias bajas en poblaciones naturales y causa prole hembra por matar solamente a los huevos machos. La bacteria está presente en los ovarios de la hembra y se transmite a través de los huevos a la descendencia. También se inyecta en la pupa huésped y se transmite horizontalmente por volver a infectar a otras las larvas hembra en el caso de superparasitismo. Por lo que la muerte del hijo (“son-killer”) afecta sólo a la proporción sexual secundaria (Jervis, 2005).

La distorsión de la proporción sexual por microorganismos en insectos se pueden detectar mediante la exposición a alta temperatura, e.g. 30°C (Luck *et al.*, 1993), pero un mejor método es alimentar a hembras infectadas con antibióticos como la tetraciclina o rifampicina, y luego examinar si la tasa de eclosión de los huevos y la proporción de prole de machos aumenta (Stouthamer *et al.*, 1990; Hurst *et al.*, 1992). Alternativamente, se pueden teñir los huevos o las células de la hemolinfa con el colorante de ADN, DAPI o H33258, y examinarlas bajo el microscopio para detectar la presencia de bacterias utilizando cepas curadas como controles. Por lo general, cientos de bacterias se producen en un solo huevo (Breeuwer y Werren, 1990; Stouthamer y Werren, 1993; Hurst *et al.*, 1996).

### **3.3.4.1. Incompatibilidad Citoplásmica**

En varios parasitoides otra causa de distorsión de la proporción sexual es la incompatibilidad citoplasmática causada por la bacteria *Wolbachia* (Luck *et al.*, 1993; Werren y O'Neill, 1997). Estas bacterias están presentes en el citoplasma del huevo. El éxito de fertilización de los huevos libres de *Wolbachia* sólo puede lograrse por el esperma de machos infectados, mientras que los huevos que contienen la bacteria pueden ser fertilizados por el esperma de machos infectados o no (Breeuwer y Werren, 1990). Además de esta incompatibilidad citoplasmática unidireccional, la incompatibilidad bidireccional sucede. Esto se refiere a la situación en la que dos cepas huésped de diferente tipo de *Wolbachia* y las dos cruza recíprocas entre las cepas son incompatibles. Los cromosomas de los espermatozoides degeneran en el óvulo fecundado en cruza incompatibles (Breeuwer y Werren, 1990). Lo anterior no produce progenie en todos los organismos diploides (porque los huevos son haploides inviables), y resulta progenie de machos haplodiploides.

### **3.3.4.2. Telitoquia mediada por *Wolbachia***

La telitoquia en algunas avispas parasitoides es causada por la bacteria *Wolbachia*. Stouthamer *et al.* (1990) demostraron que las hembras telitocas de *Trichogramma* comenzaron a producir hijos después de ser alimentadas con antibióticos. Reversiones similares de telitoquia a arrenotoquia se han reportado en otras especies (Stouthamer, 1997).

Otros casos de telitoquia en avispas parasitoides también pueden ser inducidas por microorganismos. Varios estudios han encontrado un aumento en la producción de machos de las cepas telitocas después de exponerlas a altas temperaturas (Wilson y Woolcock, 1960; Legner, 1985). Se puede revertir a la telitoquia cuando se realizan crías a temperaturas más bajas. Esto es consistente con la hipótesis de que la inducción de telitoquia es dependiente de la dosis, es decir, las altas temperaturas matan a las bacterias y reducen su densidad por debajo de un valor crítico, pero su número puede recuperarse (Breeuwer y Werren, 1993; Hurst, 1993).

## **3.5. Genética de la proporción sexual**

La proporción sexual es usualmente expresada como la proporción de machos entre la progenie. Muchos organismos diploides tienen proporciones iguales de machos y hembras (proporción sexual = proporción de machos = 0.5). En contraste, los

organismos haplodiploides frecuentemente tienen proporciones sexuales sesgadas a hembras (proporción sexual  $< 0.5$ ). La proporción sexual primaria se refiere a la proporción inicial de huevos de machos inmediatamente después de la oviposición. Ésta puede ser determinada utilizando técnicas citológicas (van Dijken, 1991). Debido a la mortalidad diferencial de los sexos durante el desarrollo de huevo, larva o pupa, la proporción sexual secundaria puede ser muy diferente de la primaria (Jervis, 2005).

Aunque han habido numerosos estudios teóricos y empíricos de las decisiones de asignación sexual en los himenópteros (Charnov, 1982; Hardy, 1992, 1994a; Antolin, 1993; Wrensch y Ebbert, 1993), la base genética de la proporción sexual ha sido poco estudiada. Existen varios enfoques para estudiar la base genética de la proporción sexual: (1) mejoramiento de líneas iso-hembras, (2) experimentos de selección, y (3) análisis genéticos cuantitativos.

### **3.6. Selección de la proporción sexual de la descendencia y su importancia en el Manejo de la Proporción Sexual en Programas de Control Biológico**

Muchos parasitoides himenópteros son arrenotocos, presentando reproducción haplodiploide. Las hembras de tales especies pueden controlar selectivamente la fertilización del huevo. Los huevos diploides fertilizados originan hembras mientras que los huevos haploides no fertilizados producen machos. Esto permite que los parasitoides pongan huevos de hembra en los mejores huéspedes, reservando los huevos de macho para huéspedes menos óptimos (Van Driesche *et al.*, 2007). *Aphytis lingnanensis* Compere (Aphelinidae) pone huevos de machos más a menudo en las escamas pequeñas mientras que las más grandes reciben huevos de hembras (Opp y Luck, 1986). Los huéspedes parasitados previamente a menudo reciben más huevos de machos porque tienen menores recursos (Waage y Lane, 1984). Las proporciones sexuales en colonias de laboratorio pueden sesgarse hacia los machos, debido a encuentros con huéspedes pequeños o demasiado parasitados, disminuyendo la productividad de la colonia. Los encuentros más frecuentes con hembras de la misma especie aumentan el porcentaje de huevos de machos ovipositados. Sin embargo, aún en condiciones ideales, las hembras en áreas pequeñas ponen al menos algunos huevos de machos en hospederos grandes para asegurar la fertilización de sus hijas (Van Driesche *et al.*, 2007).

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Material Biológico

Tanto los parasitoides como los psílicos con los que se iniciaron las colonias para este trabajo fueron proporcionados por la empresa Koppert México. Las colonias de psílicos y parasitoides se mantuvieron en invernaderos y cámaras de cría del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México.

Como hospedera se utilizaron plantas de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) variedad “Río Grande” de 90 d de edad. Las semillas se germinaron en charolas de unicel de 200 cavidades. Después de los 21 d de haber germinado, las plántulas se trasplantaron en macetas de plástico con capacidad de 1 kg que contenían sustrato (Fafard Canadian Sphagnum Peat Moss®). A las plantas se les proporcionaron agua y solución nutritiva de acuerdo a sus requerimientos. La solución nutritiva se preparó con el fertilizante NPK, a la proporción 12:8:6.

### 4.2. Cría del huésped

Para asegurar una edad uniforme de las ninfas de *B. cockerelli*, se utilizaron 200 parejas en edad de oviposición (tres días de edad), posteriormente se liberaron por un periodo de cinco días en jaulas entomológicas (90 x 90 x 95 cm) que contenían 12 plantas de jitomate 90 d de edad, por jaula. Posteriormente, se retiraron los adultos de las jaulas con la ayuda de un aspirador manual. A las plantas con oviposturas se les dio seguimiento hasta la emergencia de ninfas susceptibles a ser parasitadas. Observaciones preliminares indican que las ninfas que pueden ser parasitadas corresponde al tercer, cuarto y quinto instares. Dichas ninfas se expusieron a los parasitoides. Este procedimiento se realizó en días consecutivos para obtener ninfas de la misma edad en diferentes fechas durante toda la investigación.

### 4.3 Cría del parasitoide

Para la cría del parasitoide se utilizaron jaulas, como las descritas anteriormente, cada una contenía ocho plantas infestadas con ninfas susceptibles a ser parasitadas, posteriormente se liberaron 100 parejas de parasitoides y se dejaron actuar sobre las ninfas del psílido. Cuando la disponibilidad de huéspedes se redujo éstas plantas se reemplazaron por otras con ninfas de tercer, cuarto y quinto instares. Se cortaron las

hojas con presencia de ninfas parasitadas y se colocaron en charolas de aluminio para luego introducirse en jaulas de acrílico (50 x 50 x 35 cm), dentro de una cámara de cría con condiciones controladas [ $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ,  $60 \pm 10\%$  HR y fotoperiodo de 14:10 (L:O)]. Para la alimentación de los parasitoides recién emergidos, en la parte superior de las jaulas de acrílico se les aplicaron líneas de una solución de miel y agua (1:1).

De la cría del parasitoide se obtuvieron al azar ninfas parasitadas, las cuales se identificaron por la coloración café oscuro del integumento deshidratado (momias) y presencia del meconio, lo cual indica el inicio de la pupación. Las ninfas estaban adheridas a los folíolos de jitomate, por lo que se recortó la fracción de hoja donde se localizaban estas. Cada ninfa parasitada se colocó en tubos de ensaye de 5 mL (13 x 75 mm), tapados con algodón. Las pupas en estos recipientes se mantuvieron en una cámara bioclimática bajo condiciones controladas para esperar la emergencia de los parasitoides.

#### **4.4. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide**

Para evaluar el efecto de la talla del huésped en la proporción sexual de *T. triozae*, se aislaron 400 ninfas parasitadas como se describió anteriormente, y a las 24 h de emergencia los adultos se sacrificaron en tubos eppendorf de 2 ml con alcohol etílico al 70% para su posterior sexado (hembras con setas cortas en las antenas y setas largas en machos). De cada repetición se registró la fecha de emergencia y sexo del adulto emergido.

Posteriormente se obtuvieron datos morfométricos del largo y ancho de las momias, para lo cual se utilizó el método de medición por análisis computarizado de imágenes. Las imágenes de las ninfas parasitadas se obtuvieron en un fotomicroscopio Carl Zeiss Tessovar, con una cámara digital Pixera Professional. A cada una de las imágenes se le asignó un número de muestra progresivo. Las imágenes se archivaron en formato JPG. De la misma forma, se capturó la imagen de la reglilla de un micrómetro graduado en centésimas de milímetro, para calibrar el analizador de imágenes. Para medir las imágenes de las momias se usó el programa Image Tool 3.0 (Wilcox *et al.*, 2002).

Con la imagen de la reglilla micrométrica se calibró el programa y se utilizó la micra como unidad de medida. De cada imagen se obtuvo la dimensión de largo y ancho, ordenándola de acuerdo con su número de muestra. La medición del largo y ancho se tomó uniendo los puntos más externos de los bordes anterior, posterior y laterales del cuerpo de las ninfas huésped con la línea de las herramientas de medición del programa.

Con los datos obtenidos se establecieron intervalos de talla cada 200  $\mu\text{m}$ . Para esta evaluación se probó que la hipótesis nula, definida como la proporción sexual no fuera diferente de 1:1 (machos/hembras) para cada intervalo de talla del huésped. El análisis de  $\chi^2$  se realizó para probar esta hipótesis (Statistix, 2005).

Para establecer si existía una relación entre la talla del huésped y del adulto parasitoide, de la muestra de 400 ninfas se seleccionaron al azar 100 parasitoides, 50 machos y 50 hembras. Con el mismo procedimiento descrito arriba, se obtuvieron datos morfométricos de la talla del parasitoide, para lo cual se midió el largo de las tibias posteriores derechas, por ser un indicador del tamaño de la avispa (Joyce *et al.*, 2002; Skelley y Hoy, 2004). Se efectuó un análisis de regresión lineal simple para determinar la relación de la variable respuesta: talla del parasitoide (longitud de la tibia posterior); y como variable independiente la talla del huésped (largo del cuerpo de la ninfa parasitada). El análisis de regresión se realizó con el procedimiento Proc REG del programa de análisis estadístico SAS (SAS Institute, 2002).

#### **4.5. Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae***

Para esta evaluación al igual que en el procedimiento antes descrito, se utilizaron ninfas parasitadas del huésped para controlar la edad de los parasitoides, y a las 24 h de emergencia los adultos fueron sexados, y posteriormente se les ubicó por parejas en arenas experimentales. La arena experimental consistió de una pareja de *T. triozae* de menos de 24 h de edad en una caja Petri (4 cm de diámetro x 1.5 cm de profundidad), con tres orificios laterales (0.5 cm) cubiertos de tela de organza para permitir la oxigenación. La base de la caja contenía un disco de papel toalla húmeda y un disco foliar de jitomate, (33 mm de diámetro, del estrato medio de plantas de jitomate de 90 d de edad), donde se transfirieron con un pincel de 15 a 30 ninfas de cuarto instar. En la tapa de la caja se colocaron 3 gotas de una solución de miel y agua (1:1).

Transcurrido el tiempo de exposición (24 h) de las ninfas huésped, los adultos de *T. triozae* se retiraron y se transfirieron a la siguiente arena experimental, para lo cual las avispas se anestesiaron con  $\text{CO}_2$  a 20 Psi de presión durante 30 s y se transfirieron con un pincel entomológico (No. 4/0). Durante toda la vida de los adultos y cada 24 h, cada pareja se expuso a una nueva cohorte de ninfas. Los discos foliares con las ninfas huésped parasitadas se conservaron en una cámara bioclimática ( $26 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $60 \pm 10\%$  HR y fotoperiodo de 14:10 L:O h) con el fin de obtener la F1 y realizar el sexado hasta la emergencia con el procedimiento utilizado para la generación paterna. La proporción



sexual de la progenie se registró como el número de hembras por cada macho que emergió de la progenie de cada hembra de edad  $x$ .

El experimento además contó con un testigo, el cual contenía solamente ninfas del psílido para determinar mortalidad por manipuleo, y se realizaron veinte repeticiones. Cada 24 h se realizaron observaciones. A partir del octavo día el número de ninfas se incrementó a 30 en cada repetición, debido a que en observaciones previas se detectó que a partir de esta fecha la oviposición incrementa (Rojas, 2009). Las ninfas de cuarto instar, se obtuvieron a partir de ninfas aisladas previamente a la elaboración de las unidades experimentales.

Los datos para estimar el efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de la progenie, se sometieron a un análisis de correlación múltiple (correlación de Pearson) mediante el procedimiento Proc CORR de SAS (SAS Institute, 2002).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide

La proporción sexual de la progenie de *T. triozae* mostró variaciones debido a la talla del huésped. En la mayoría de los casos la proporción sexual fue diferente a un macho por cada hembra ( $\chi^2 > 3.98$ ;  $P < 0.05$ ), sólo en el intervalo de talla de 770 a 970  $\mu\text{m}$  la proporción sexual no fue estadísticamente diferente a un macho por cada hembra ( $\chi^2 = 1.67$ ;  $P = 0.19$ ). La tendencia en la mayoría de los casos estuvo cargada hacia las hembras, con excepción del intervalo de 971 a 1170  $\mu\text{m}$  donde la proporción de machos fue superior al de las hembras (Fig. 1). El mayor número de hembras se presentó en tallas más grandes, llegando a su máximo ( $>9$  hembras por cada macho) en los huéspedes de talla superior a los 1370  $\mu\text{m}$  y el mínimo ( $<2$  hembras por cada macho) en los huéspedes de talla menor a 1170  $\mu\text{m}$ . Adicionalmente, se observó que existe una relación directa entre la talla de los hospedantes en relación al tamaño tanto de las hembras emergidas ( $r^2 = 0.37$ ) como de los machos ( $r^2 = 0.61$ ) (Fig. 2).

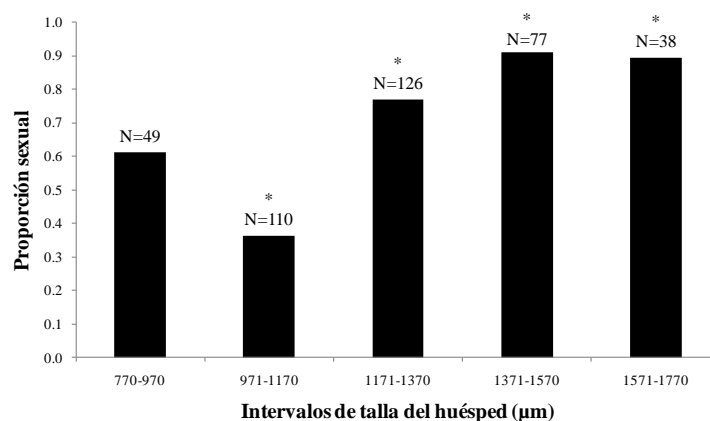


Fig. 1. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual de *T. triozae*.  $N=400$  ninfas parasitadas. Barras con asterisco (\*) indican diferencias significativas en la proporción de machos y hembras,  $\alpha = 0.05$ .

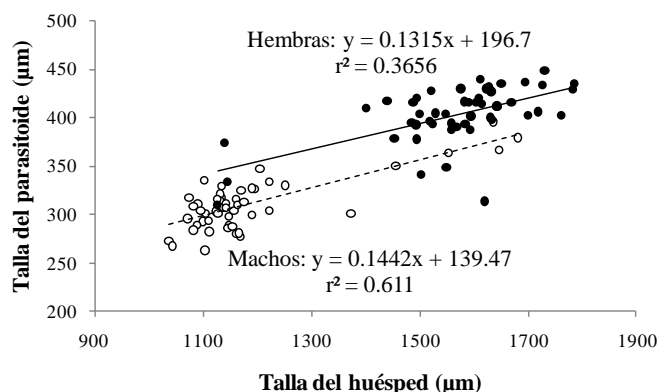


Fig. 2. Efecto de la talla de la ninfa huésped *B. cockerelli* (longitud) en la talla del parasitoide adulto *T. triozae* (longitud de la tibia posterior). Círculos sólidos y línea continua de regresión lineal representan a las hembras, círculos vacíos y línea interrumpida de regresión lineal representan a los machos. N=100 ninfas parasitadas.

## 5.2. Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae*

La proporción sexual de *T. triozae* y el total de progenie por hembra presentaron una correlación significativa con la longevidad pero no con la talla de la hembra, es decir hembras más longevas presentaron una mayor proporción de progenie hembra, pero la cantidad total de descendientes se vio negativamente influenciada.

Los datos de oviposición diaria de hembras de *T. triozae*, se ajustaron a un modelo de predicción de polinomios ortogonales para describir la descendencia de hembras ( $y = -2.18 + 2.29x - 0.14x^2 + 0.002x^3$ ), y a un modelo de  $y = \text{sen}(x)$  para los machos (Fig. 3). Estos modelos arrojaron datos calculados muy similares a los observados durante los primeros 20 días, pero al final del periodo de oviposición los datos se separan notablemente de los observados. Durante los primeros cinco días de edad la progenie de hembras se incremento progresivamente, mientras que la de machos fue relativamente constante durante todo el periodo de oviposición. Del día seis al 19, la progenie de hembras fue superior a seis, mientras que la de machos nunca fue superior a tres machos/hembra. A partir del día 20 la progenie de hembra disminuyó, y al final del experimento sólo se presentó descendencia de machos.

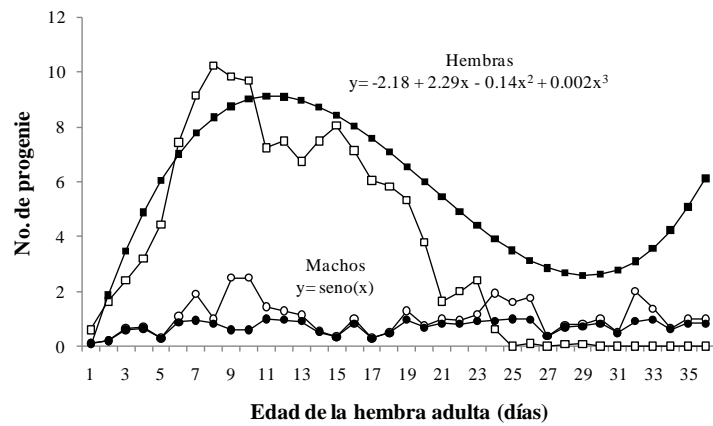


Fig. 3. Modelo de predicción y datos observados en la progenie de machos y hembras de *T. triozae* de acuerdo a la edad del parasitoide. N = 20 parejas. Círculos y cuadrados sólidos representan datos esperados, círculos y cuadrados vacíos representan datos obtenidos. Círculos representan a los machos y cuadrados a las hembras.

La proporción sexual promedio de hembras en el total de la descendencia de *T. triozae* los primeros 20 días fue de 0.84, fluctuando entre 0.8 y 1.0; del 21 al 24 fue de 0.56 y a partir del día 25 la proporción sexual fue en promedio menor a 0.02, e incluso a partir del día 30 prácticamente toda la descendencia fueron machos (Fig. 4).

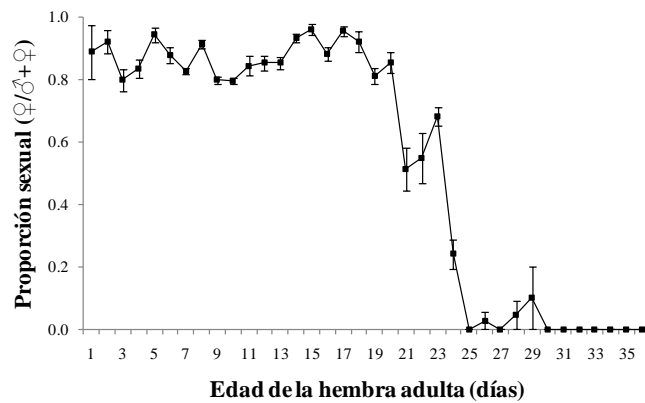


Fig. 4. Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae*. N = 20 parejas.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Efecto de la talla del huésped en la proporción sexual del parasitoide

La talla del huésped influyó en la proporción sexual del parasitoide *T. triozae*, lo que concuerda con lo observado por King (2002) en *Spalangia cameroni* Perkins; también se corrobora la hipótesis de que algunos parasitoides solitarios asignan mayor progenie de hembras en huéspedes con más recursos (Jarosik *et al.*, 2003). En varios estudios se ha observado que la talla del huésped con frecuencia presenta una correlación negativa con la proporción de progenie de machos (Charnov *et al.*, 1981; King, 1993; Ueno y Tanaka, 1997), es decir generalmente emergen más machos en huéspedes de tamaño pequeño, ya que las hembras suelen seleccionar huéspedes con mayores recursos para depositar huevos que darán origen a hembras. Lo observado en el presente estudio también coincide con lo obtenido por Avilla y Albajes (1984) para el endoparasitoide solitario *Opius concolor* Szépligeti, donde la proporción sexual de la progenie de hembras no apareadas parasitando huéspedes grandes favoreció a hembras (0.26), pero en huéspedes pequeños favoreció a machos (0.73).

En el presente estudio se observó que los parasitoides de mayor talla emergieron de las ninfas huésped de mayor tamaño y además fueron hembras; mientras que los adultos de menor talla fueron machos (Fig. 2), lo cual concuerda con el modelo teórico de asignación sexual dependiente del tamaño del huésped de Charnov *et al.* (1981). La talla es frecuentemente considerada como la medida más importante de la calidad del huésped, porque el tamaño del parasitoide tiende a incrementarse con el tamaño del huésped y a su vez es correlacionado con otras medidas de la aptitud biológica como fecundidad y longevidad (Strand, 2002). Considerando lo anterior, los resultados del presente estudio, refuerzan lo reportado por Sagarra y Vincent (1999), en *Anagyrus kamali* Moursi (Hymenoptera: Encyrtidae), quienes indican que para maximizar la producción de progenie hembra de parasitoides en crías masivas se sugiere utilizar huéspedes de mayor talla. Por lo anterior se sugiere que en la cría masiva de *T. triozae*, para maximizar la producción de hembras parasitoides, se debe contar con ninfas de *B. cockerelli* no menores de 1370  $\mu\text{m}$  de talla.

## **6.2 Efecto de la edad del parasitoide en la proporción sexual de *T. triozae***

Los resultados mostraron que la edad del parasitoide influyó en la proporción sexual de su progenie, lo cual apoya la hipótesis de que éste mecanismo de regulación es una característica importante en la mayoría de las especies arrenotocas (Flanders, 1956). Resultados similares se han observados en otros parasitoides como lo reportado por Guerlin y Fried (2000), en *Eretmocerus mundus* Mercet parasitoide de ninfas de mosca blanca, también observaron cambios en el promedio de sexos de la progenie basado en la edad de oviposición de la hembra adulta. Sin embargo, los resultados difieren a lo encontrado por Avilla y Albajes (1984), para *Opius concolor* Szépligeti que no encontraron efecto de la edad de la hembra en la proporción sexual cuando se utilizaron huéspedes grandes.

Las hembras de *Tamarixia triozae* presentaron una mayor fecundidad en los primeros días de edad, en otras especies de parasitoides también se ha observado que las hembras jóvenes pueden ser más fecundas que las viejas (De Vis *et al.*, 2002; Riddick, 2003). En el presente trabajo se observó que la fecundidad fue alta (>6 huevos por hembra por día) en hembras jóvenes (6 al 9 días de edad) y decrece hasta hacerse nula en hembras maduras (>25 días de edad), lo que fue observado también por Riquelme y Botto (2010), en *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja, parasitoide de huevos de la polilla del tomate. Adicionalmente, las hembras jóvenes de *T. triozae* presentaron mayor progenie de hembras (>80%), mientras que las hembras adultas redujeron su descendencia de hembras a menos de 20%. Esta tendencia se relaciona con la determinación sexual haplodiploide, ya que con la edad, las reservas de espermatozoides en la espermateca se agotan o los espermatozoides no sobreviven y por lo tanto todos los huevos resultan machos haploides (Godfray, 1994).

En *T. triozae* se observa que en hembras jóvenes la descendencia es aproximadamente de ocho hembras por cada macho. Comúnmente la tasa sexual de una población de parasitoides es menor de 0.5 y típicamente esta tasa representa una relación óptima entre los números de machos y hembras en una población. Los resultados sugieren que un macho de *T. triozae* pudiera ser suficiente para inseminar al menos ocho hembras. Por lo que al mantener fijo el tamaño de huésped (como una medida de calidad) se asume que la asignación del sexo fue como resultado de la elección por parte de la hembra buscando la optimización del recurso (Stephens y Krebs, 1986).

## 7. CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo indican que el tamaño del huésped y la edad de la hembra parasitoide son factores críticos que influyen en la producción de la progenie de *Tamarixia triozae*. Debido a que la talla del huésped influye en la proporción sexual de los parasitoides, y este factor puede ser útil en el manejo de las crías en laboratorio. Adicionalmente, conocer la edad de los parasitoides cuando estos son más fértiles es importante para decidir qué edad deben tener las hembras a liberar, y así incrementar las posibilidades de obtener un nivel significativo de parasitismo.

## 8. LITERATURA CITADA

- Abdelrahman, I. 1974. Studies in ovipositional behavior and control sex in *Aphytis melinus* DeBach, a parasite of California red scale, *Aonidiella aurantii* (Mask.). Aust. J. Zool., 22: 231-247.
- Alarcón-Rodríguez, N. M., Lozoya-Saldaña, H., y Valadez-Moctezuma, E. 2009. Caracterización de ADN de clones de papa e identificación de fitoplasmas asociados al síndrome de la punta morada. Agrociencia 43: 357-370.
- Antolin, M. F. 1993. Genetics of biased sex ratios in subdivided populations: models, assumptions, and evidence. Oxford Surveys in Evolutionary Biology, 9: 239-281.
- Avilla, J., and Albajes, R. 1984. The influence of female age and host size on the sex ratio of the parasitoid *Opius concolor*. Entomologia Experimentalis et Applicata 35: 43-47.
- Bravo, M. E., y López, L. P. 2007. Principales plagas del chile de agua en los Valles Centrales de Oaxaca. Agroproduce, Fundación Produce Oaxaca A. C. Abril 7: 12-15.
- Breeuwer, J. A. J., and Werren, J. H. 1990. Microorganisms associated with chromosome destruction and reproductive isolation between two insect species. Nature 346: 558-560.
- Breeuwer, J. A. J., and Werren, J. H. 1993. Cytoplasmic incompatibility and bacterial density in *Nasonia vitripennis*. Genetics 135: 565-574.
- Bujanos, R., Garzón, J. A., y Marín, A. 2005. Manejo Integrado del pulgón saltador *Bactericera (=Paratrioza) cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae) en los cultivos de solanáceas en México. Second World Pepper Convention pp. 93-99.
- Bull, J. J., 1981. Sex ratio evolution when fitness varies. Heredity 46: 9-26.
- Cerna-Chávez, E., Aguirre-Uribe, L., Flores-Dávila, M., Guevara-Acevedo, L., Landeros-Flores J., and Ochoa-Fuentes, Y. 2010a. Susceptibility to *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptous: Triozidae) to Insecticides in the State of Nuevo Leon, Mexico. Resistant Pest Management Newsletter. A Biannual Newsletter of the Center for Integrated Plant Systems (CIPS) in Cooperation with the Insecticide Resistance Action Committee (IRAC) and the Western Regional Coordinating Committee (WRCC-60). 19: 14-16.
- Cerna-Chávez, E., Mendoza, R., Guevara-Acevedo, L., Landeros-Flores, J., Ochoa-Fuentes, Y., and Badii, M. 2010b. Susceptibility of *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptous: Triozidae) to Insecticides in the State of Coahuila, Mexico. A Biannual Newsletter of the Center for Integrated Plant Systems (CIPS), in Cooperation with the Insecticide Resistance Action Committee (IRAC) and the Western Regional Coordinating Committee (WRCC-60). 20: 3-4.



- Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Charnov, E. L., Los-den Hartogh R. L., Jones, W. T., and Assem J van den. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Chow, A., and Heinz, K. M. 2005. Using hosts of mixed sizes to reduce male-biased sex ratio in the parasitoid wasp, *Diglyphus isaea*. *The Netherlands Entomological Society, Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 193-199.
- De Vis, R. M. J., Fuentes, L. E., and van Lenteren, J. C. 2002. Life history of *Amitus fuscipennis* (Hym., Platygasteridae) as parasitoid of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Hom., Aleyrodidae) on tomato as function of temperature. *Journal of Applied Entomology* 126: 24-33.
- Díaz, G. O., Cruz, A., Bautista N., y Rodríguez J. C. 2002. Manejo del psílido del tomate *Paratrioza cockerelli* (Sulc) en invernadero. *Entomología Mexicana* 293-297.
- Ebbert, M. A. 1992. Endosymbiotic sex ratio disorders in insects and mites. in: Wrench, D.L., Ebbert, M.A. (eds.). *Evolution and diversity of sex ratio in haplodiploid insects and mites*. Chapman & Hall. London. pp. 150-191.
- Flanders, S. E. 1956. The mechanisms of sex ratio regulation in the (parasitic) Hymenoptera. *Insectes Sociaux* 3: 325-334.
- Garzón, T. J. A, Garzón-Ceballos, J. A., Velarde, S. F., Marín, A. J., y Cárdenas, O. G. 2005. Ensayos de transmisión del fitoplasma asociado al “permanente del tomate” por el psílido *Bactericera cockerelli* Sulc, en México. *Entomología Mexicana* 4: 672-675.
- Gherna, R. L., Werren, J. H., and Weisburg, W. 1991. *Arsenophonus nasoniae* gen. nov., sp. nov., the causative agent of the son-killer trait in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *International Journal of Systematic Bacteriology* 41: 563-565.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. New Jersey, Princeton University Press, 473 p.
- Guerlin, D., and Fried, R. 2000. Biological Studies with *Eretmocerus mundus* Mercet (Hym.: Aphelinidae) in Israel. *Bulletin OILB/SROP* 23: 117-123.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Hansen, A. K., Trumble, J. T., Stouthamer, R., and Paine, T. D. 2008. A New Huanglongbing Species, “*Candidatus Liberibacter psyllaurosus*”, Found to Infect Tomato and Potato, Is Vectored by the Psyllid *Bactericera cockerelli* (Sulc). *Applied and Environmental Microbiology* 74: 5862-5865.
- Hardy, I. C. W. 1992. Non-binomial sex allocation and brood sex ratio variances in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos* 65: 143-158.

- Heimpel, G. E., and de Boer, J. B. 2008. Sex Determination in the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 209-230.
- Heimpel, G. E., and Lundgren, J. G. 2000. Sex ratios of commercially reared biological control agents. *Biological Control* 19: 77-93.
- Huger, A. M., Skinner, S. W., and Werren, J. H. 1985. Bacterial infections associated with the son-killer trait in the parasitoid wasp *Nasonia* (= *Mormoniella*) *vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 46: 272-280.
- Hurst, G. G. D., Hurst, L. D., and Majerus, M. E. N. 1996. Cytoplasmic sex-ratio distorters, *In: Influential Passengers: Microbes and Invertebrate reproduction.* O'Neill, S. L., Hoffmann, A. A., and Werren, J. H. (Eds.). Oxford University Press, Oxford, pp.125-154.
- Hurst, G., Majerus, M., and Walker, L. 1992. Cytoplasmic male killing elements in the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae). *Heredity* 71: 84-91.
- Hurst, L. D. 1991. The incidences and evolution of cytoplasmic male killers. *Proceedings of the Royal Society of London B* 244: 91-99.
- Hurst, L. D. 1992. Intragenomic conflicts as an evolutionary force. *Proceedings of the Royal Society of London B* 248, 135-140.
- Hurst, L. D. 1993. The incidences, mechanisms and evolution of cytoplasmic sex-ratio distorters in animals. *Biological Reviews* 68: 121-194.
- Ikawa, T., and Suzuki, Y. 1982. Ovipositional experience of the gregarious parasitoid *Apanteles glomeratus* (Hymenoptera: Braconidae), influencing her discrimination of the host larvae, *Pieris rapae*. *Appl. Entomol. Zool.* 17, 119-126.
- Jarosik, V., Holy, I., Lapchin, L. and Havelka, J. 2003. Sex ratio in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae) in relation to host size. *Bulletin of Entomological Research* 93: 255-258.
- Jervis, M. A. 2005. *Insects as Natural Enemies.* Springer, Netherlands, p. 748.
- Johnson, T. E. 1971. The effectiveness of *Tetrastichus triozae* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) as a biological control agent of *Paratrioza cockerelli* (Sulc) (Homoptera: Psyllidae) in North Central Colorado. p. 45. Thesis M.S. Colorado State University.
- Jowyk, E. A., and Smilowitz, Z. 1978. A comparison of growth and developmental rates of the parasite *Hyposoter exiguae* reared from two instars of its host, *Trichoplusia ni*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71: 467-472.
- Joyce, A. L., Millar, J. G., Paine, T. D., and Hanks, L. M. 2002. The effect of the host size on the sex ratio of *Syngaster lepidus*, a parasitoid of Eucalyptus longhorned borers (*Phoracantha* spp.) *Biological Control* 24: 207-213.

- King, B. H. 1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *The Quarterly Review of Biology*. The University of Chicago Press, Journal Storage 62: 367-396.
- King, B. H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. *In*: Wrensch, D. L., Ebbert, M. A. (Eds.). *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman & Hall, New York, pp. 419-441.
- Lee, I., Bottner, K. D., Munyaneza, J. E., Secor, G. A., and Gudmestad, N. C. 2004. Clover proliferation group (16srvi), subgroup a (16srvi-a) phytoplasma is probable causal agent of potato purple top disease in Washington and Oregon. *Plant Disease* 88: 429.
- Legner, E. F. 1969. Adult emergence interval and reproduction in parasitic Hymenoptera influenced by host size and density. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 62: 220-226.
- Legner, E. F. 1985. Effects of scheduled high temperature on male production in thelytokous *Muscidifurax uniraptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Canadian Entomologist*, 117: 383-389.
- Liefting, L. W., Perez-Egusquiza, X. C., and Clover, G. R. G., 2008. A new 'Candidatus Liberibacter' species in *Solanum tuberosum* in New Zealand. *Plant Disease* 92: 1474.
- Lin, H., Doddapaneni, H., Munyaneza, J. E., Civerolo, E. L., Sengoda, V. G., Buchman, J. L., and Stenger, D. C., 2009. Molecular characterization and phylogenetic analysis of 16S rRNA from a new "Candidatus Liberibacter" strain associated with Zebra Chip disease of potato (*Solanum tuberosum* L.) and the potato psyllid (*Bactericera cockerelli* Sulc). *Journal of Plant Pathology* 91: 215-219.
- Liu, D., and Trumble, J. T., 2006. Ovipositional preferences, damage thresholds, and detection of the tomato-potato psyllid *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Psyllidae) on selected tomato accessions. *Bulletin of Entomological Research* 96: 197-204.
- Liu, D., Johnson L., and Trumble J. T. 2006. Differential responses to feeding by the tomato/potato psyllid between two tomato cultivars and their implications in establishment of injury levels and potential of damaged plant recovery. *Insect Science* 13: 195-204.
- Lomeli, J. R., y Bueno R. 2002. Nuevo registro de *Tamarixia triozae* Burks parasitoide del psílido del tomate *Paratrioza cockerelli* (Sulc) (Homoptera: Psyllidae) en México. *Folia Entomológica Mexicana* 41: 375-376.
- Luck, R. F., Stouthamer, R., and Nunney, L. P. 1993. Sex determination and sex ratio patterns in parasitic Hymenoptera, in *Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites* (Eds.) Wrensch, D.L., Ebbert, M.A. Chapman and Hall, New York, pp. 442-476.

- Martínez, L., y Bernal, J. 2005. Asignación del sexo a la progenie en el parasitoide *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *Entomología Mexicana* 4: 330-334.
- Munyanza, J. E., Crosslin, J. M., and Upton, E. J., 2007a. Association of *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Psyllidae) with "Zebra Chip", a new potato disease in Southwestern United States and Mexico. *Journal of Economic Entomology* 100: 656-663.
- Munyanza, J. E., Goolsby, J. A., Crosslin, J. M., and Upton, E. J., 2007b. Further evidence that Zebra Chip potato disease in the Lower Rio Grande Valley of Texas is associated with *Bactericera cockerelli*. *Subtropic. Plant Science* 59: 30-37.
- Nadel, H., and Luck, R. F. 1985. Span of female emergence and male sperm depletion in the female biased quasi gregarious *Pachycrepoideus vindemniae* (Hym.: Pteromalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 78: 410-404.
- Nealis, V. G., Jones, R. E., and Wellington, W. G. 1984. Temperature and development in host-parasite relationships. *Oecologia*, 61: 224-229.
- Nur, U., Werren, J. H., Eickbush, D. G., Burke, W. D., and Eickbush, T. H. 1988. A Selfish B chromosome that enhances its transmission by eliminating the paternal genome. *Science* 240: 512-514.
- Opp, S. B., and Luck, R. F. 1986. Effects of host size on selected fitness components of *Aphytis melinus* and *A. lingnanensis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 700-704.
- Orzack, S. H., and Parker E. D. 1990. Genetic variation for sex ratio traits within a natural population of a parasitic wasp. *Genetics* 124: 373-384.
- Pak, G. A., and Oatman, E. R. 1982. Biology of *Trichogramma brevicapillum*. *Entomol* 40: 331-340.
- Pimentel, D. 2005. Environmental and Economic Costs of the Application of Pesticides Primarily in the United States. *Environment, Development and Sustainability* 7: 229-252.
- Plesch, D. J. 1947. The potato psyllid *Paratrioza cockerelli* (Sulc), its biology and control. *Montana Agricultural Experimental Station Bulletin* 446: 95.
- Riquelme, M. B., and Botto, E. N. 2010. Estudios Biológicos de *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja (Hymenoptera: Trichogrammatidae), Parasitoide de Huevos de *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology* 39: 612-617.
- Rosson, P., Manthei, E., Adcock, F. J., Pena, J. G., Amosson, S. H., Palma, M., and Ribera, L. Economic Impacts of Zebra Chip on Texas. CNAS Issue Brief 2009-01. AgriLLIFE RESEARCH. Texas A&M System.

- Rotary, N., and Gerling, D. 1973. The influence of some external factors upon the sex of *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 2: 134-138.
- Rubio, O. A., Almeyda, I., Ireta, J., Sánchez, J. A., Fernández, R., Borbón, J. T., Díaz, C., Garzón, J. A., Rocha, R., y Cadena, M. A. 2006. Distribución de la punta morada y *Bactericera cockerelli* Sulc en las principales zonas productoras de papa en México. *Agricultura Técnica en México* 32(2): 201-211.
- Sagarra, L. A., and Vincent, C. 1999. Influence of host stage on oviposition, development, sex ratio and survival of *Anagyrus kamali* Moursi (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of the Hibiscus Mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green (Homoptera: Pseudococcidae). *Biological Control* 15: 51-56.
- Samson, P. R. 1984. The biology of *Roptrocerus xylophagorum* (Hym.: Torymidae), with a note on its taxonomic status. *Entomophaga* 29: 287-298.
- SAS Institute. 2002. SAS/STAT Version 9.1. Cary, North Carolina, USA.
- Skelley, L. H., Hoy, M. A. 2004. A synchronous rearing method for the Asian citrus psyllid and its parasitoids in quarantine. *Biological Control* 29: 14-23.
- Skinner, S. W. 1982. Maternally inherited sex ratio in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. *Science* 215: 1133-1134.
- Skinner, S. W. 1985. Son-killer: a third extrachromosomal factor affecting sex-ratio in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. *Genetics* 109: 745-759.
- Statistix Analytical Software. 2005. Version 8.1. Tallahassee, Florida.
- Stephens, D. W., and Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton. 247 pp.
- Stouthamer, R. 1997. Wolbachia-induced thelytoky, in *Influential Passengers: Microbes and Invertebrate Reproduction* (Eds.) O'Neill, S. L., Hoffmann, A. A., Werren, J. H. Oxford University Press, Oxford, pp. 102-124.
- Stouthamer, R., and Werren, J. H. 1993. Microbes associated with parthenogenesis in wasps of the genus *Trichogramma*. *Journal of Invertebrate Pathology* 61: 6-9.
- Stouthamer, R., Luck, R. F., and Hamilton, W. D. 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 2424-2427.
- Strand, M. R. 2002. The interactions between larval stage parasitoids and their hosts. In: Sukdeo, M., Campbell, J., Lewis, E. (Eds.): *Behavioral Ecology of Parasites*. CABI Press, London, pp. 129-152.
- Tiscareño, I. M. A., Ortega, L. D., Rodríguez, C., y Villar, C. 2002. Efectividad biológica de insecticidas para el control de insectos chupadores en el cultivo de chile (*Capsicum annum* L.) en el altiplano potosino. *BIOTAM Nueva Serie*, 13: 47-62.

- Trivers, R. L., and Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Ueno, T., and Tanaka, T. 1997. Comparison between primary and secondary sex ratios in parasitoid wasps using a method for observing chromosomes. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82: 105-108.
- van den Assem, J., Putters, F. A., and Prins, T. C. 1984. Host quality effects on sex ratio of the parasitic wasp *Anisopteromalus calandrae* (Chalcidoidea: Pteromalidae). *Neth. J. Zool.*, 34: 33-62.
- van Dijken, M. J. 1991. A cytological method to determine primary sex ratio in the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 60(3): 301-304.
- van Driesche, R. G., Hoddle, M. S., y Center, T. D. 2007. Control de Plagas y Malezas por Enemigos Naturales. Forest Health Technology Enterprise Team. USDA. Washington, D.C.
- Vinson, S. B., and Iwantsch, G. F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 25: 397-419.
- Waage, J. K., and Lane, J. A. 1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. II. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evaescens*. *Journal of Animal Ecology* 53: 417-426.
- Werren, J. H. 1987. The coevolution of autosomal and cytoplasmic sex ratio factors. *Journal of Theoretical Biology* 124: 317-334.
- Werren, J. H. 1991. The paternal-sex-ratio chromosome of *Nasonia*. *American Naturalist* 137: 392-402.
- Werren, J. H., and O'Neill, S. L. 1997. The evolution of heritable symbionts, in *Influential Passengers: Microbes and Invertebrate reproduction* (Eds.) O'Neill, S.L., Hoffmann, A.A., Werren, J.H.). Oxford University Press, Oxford, pp. 1-41.
- Werren, J. H., Nur, U., and Eickbush, D. 1987. An extrachromosomal factor causing loss of paternal chromosomes. *Nature* 327: 75-76.
- Werren, J. H., Skinner, S. W., and Charnov, E. L. 1981. Paternal inheritance of a daughterless sex ratio factor. *Nature* 293: 467-468.
- Werren, J. H., Skinner, S. W., and Huger, A. M. 1986. Male-killing bacteria in a parasitic wasp. *Science* 231: 990-992.
- Wilcox, D., Dove, B., McDavid, D., and Greer, D. 2002. Image Tool for Windows, version 3.0. The University of Texas, Health Science Center, San Antonio Texas, USA.
- Wilkes, A. 1963. Environmental causes of variation in the sex ratio of an arrhenotokous insect, *Dahlbominus fuliginosus* (Nees) (Hymenoptera: Eulophidae). *Canadian Entomologist* 95, 183-202.

- Wilson, F., and Woolcock, L. T. 1960. Environmental determination of sex in a parthenogenetic parasite. *Nature* 186: 99-100.
- Wensch, D. L., and Ebbert, M. A. 1993. *Evolution and Diversity of Sex Ratio*. Chapman and Hall, New York and London. pp. 214-234.
- Wylie, H. G. 1963. Some effects of host age on parasitism by *Nasonia vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.*, 95: 881-886.
- Yang, X.-B., Zhang, Y.-M., Hua, L., Peng, L.-N., Munyaneza, J. E., Trumble, J. T. and Liu T.-X. 2010. Repellency of selected biorational insecticides to potato psyllid, *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Psyllidae). *Crop Protection* 29: 1320-1324.