

Parámetros de vida del parasitoide sinovigénico *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)

Life parameters of the synovigenic parasitoid *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae)

SINUE ISABEL MORALES A.¹, ANA MABEL MARTÍNEZ¹, JOSÉ ISAAC FIGUEROA¹,
ALMA MIRELLA ESPINO H.¹, JUAN MANUEL CHAVARRIETA Y.¹, RUY ORTÍZ R.²,
CHRISTIAN LUIS RODRÍGUEZ E.¹ y SAMUEL PINEDA¹

Resumen: Se evaluó, para hembras de *Tamarixia triozae* de 3 a 12,5 días de edad, el parasitismo y alimentación sobre ninfas N₃- N₄-N₅ de *Bactericera cockerelli* en folíolos de tomate (*Solanum lycopersicum*), así como la proporción sexual y longevidad de los adultos de la generación F₁. El parasitismo fue significativamente igual sobre N₃ y N₅, pero las hembras de mayor edad (10 y 12,5 días) parasitaron más N₄ que las jóvenes. Para una misma edad, el parasitismo para *T. triozae* aumentó con la edad de la ninfa de *B. cockerelli* cuando eran jóvenes (3-4,5 y 6 días) y no varió cuando tenían de 7,5-12,5 días. El porcentaje de ninfas consumidas fue, generalmente, independiente de la edad de la hembra del parasitoide (máximo de 28 ± 4 para N₃ y hembras de 7,5 días) y fue menor al aumentar la edad de la ninfa del huésped. Se obtuvo un número significativamente mayor de machos, en la descendencia de hembras de 12,5 días que parasitaron ninfas N₃. Las hembras vivieron más, pero sin diferencias significativas, que los machos. En los ensayos de preferencia con ninfas N₃, N₄ y N₅ de *B. cockerelli* y folíolos de tomate o chile (*Capsicum annuum*), no hubo diferencias significativas en parasitismo pero la alimentación de las hembras de *T. triozae* fue inversamente proporcional a la edad del estadio ninfal ensayado. En conclusión, la combinación de parasitismo y alimentación de las hembras de *T. triozae* sobre las ninfas de *B. cockerelli* puede afectar significativamente su dinámica poblacional.

Palabras clave: Parasitismo. Alimentación. Longevidad. Proporción sexual.

Abstract: Parasitism (proportion of parasitized nymphs) and host-feeding (proportion of consumed nymphs) of *Tamarixia triozae* females of different ages was evaluated on N₃-N₄-N₅ instars of *Bactericera cockerelli* on tomato (*Solanum lycopersicum*) leaflets, together with the sex ratio and longevity of the progeny (F₁ generation). Irrespective of the female age, the parasitism rate was not significantly different on N₃ and N₅ instars, but the oldest females (10 and 12.5 d-old) parasitized significantly more N₄ than the youngest ones. Within a female age, the parasitism of *T. triozae* increased with the age of the nymph when they were young (3-4.5 and 6 d-old) and did not change when they were older (7.5 to 12.5 d-old). Host-feeding was independent of the parasitoid female age (maximum of 28 ± 4 for N₃ and 7.5 d-old females) and was lower on older nymphal stages of the host. A significantly higher number of males were only detected in the offspring of 12.5 d-old females that parasitized N₃ nymphs. Female longevity was longer, but not statistically significant differences were obtained. In host-feeding preference experiments with three nymphal stages of *B. cockerelli* (N₃-N₄-N₅) and leaflets of two host plants [tomato and chili pepper (*Capsicum annuum*)], neither nymphal instars nor plant species had a significant effect on the parasitism rate. However, *T. triozae* female host-feeding was inversely related to the nymphal instar offered. In conclusion, the combination of *T. triozae* female parasitism and host-feeding on *B. cockerelli* nymphs may significantly affect the population dynamics of this pest.

Key words: Parasitism. Host-feeding. Longevity. Sex Ratio.

Introducción

El psílido *Bactericera cockerelli* (Sulc., 1909) (Hemiptera: Trioidea) es una de las principales plagas de los cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L., 1753), papa (*Solanum tuberosum* L., 1753), chile (*Capsicum annuum* L., 1753) y otras solanáceas en los Estados Unidos de América, México, América Central y Nueva Zelanda (Liu y Trumble 2006; Munyaneza *et al.* 2007a, 2007b; Liefting *et al.* 2008). Además del daño directo causado por la alimentación, las ninfas y adultos de este insecto contaminan hojas y frutos a través de la producción de mielecilla, con la siguiente aparición del hongo fumagina.

Por otro lado, *B. cockerelli* es el principal vector de la bacteria *Candidatus Liberibacter psyllae* (= *Candidatus Liberibacter solanacearum*) (Jagoueix *et al.* 1997), la cual

está asociada con la enfermedad conocida comúnmente como zebra chip en tubérculos de papa (Hansen *et al.* 2008; Liefting *et al.* 2008, 2009; Lin *et al.* 2009). Esta enfermedad origina un patrón distintivo de necrosis muy evidente cuando los tubérculos infectados se usan para freír y por ello causa pérdidas de millones de dólares en la industria de la papa en los Estados Unidos de América (Munyaneza *et al.* 2007a, 2007b).

Para combatir a *B. cockerelli*, los agricultores usan insecticidas químicos de amplio espectro, pero el control no es exitoso debido a la alta capacidad reproductiva de la plaga, el desarrollo de resistencia (Dávila *et al.* 2012), y la reducción de la abundancia de enemigos naturales, entre otros factores. El control biológico, a través del uso del parasitoide *Tamarixia triozae* (Burks, 1943) (Hymenoptera: Eulophidae), podría jugar un papel importante en el manejo de esta plaga.

¹ B. Sc., Ph. D., B. Sc., M. Sc., M. Sc., Ph. D., Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. km. 9.5 Carr. Morelia-Zinapécuaro. C.P. 58880 Tarímbaro, Michoacán, México. moralesalonso88@gmail.com; amabel_66@hotmail.com; figueroaji@yahoo.com.mx; almirespiherart@hotmail.com; mchava_kb@yahoo.com; timibio@gmail.com; spineda_us@yahoo.com, autor para correspondencia. ² M. Sc. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. km. 9.5 Carr. Morelia-Zinapécuaro. 58880 Tarímbaro, Michoacán, México. ruyortiz@hotmail.com.

En condiciones de campo, *T. triozae* puede parasitar hasta 80% de las ninfas de *B. cockerelli* (Bravo y López 2007) y una hembra puede depositar hasta 165 huevos durante toda su vida (Rojas 2010). La larva se alimenta de la hemolinfa de su hospedero pero las hembras de este parasitoide, pueden además alimentarse de las ninfas del huésped, contribuyendo a su muerte (Rojas 2010). Las hembras de *T. triozae* consiguen así los nutrientes necesarios para incrementar la producción y maduración de huevos y prolongar su longevidad, tal y como se ha visto en otros parasitoides (Heimpel y Collier 1996; Giron *et al.* 2004; Burger *et al.* 2005).

En insectos parasitoides, la decisión de parasitar o alimentarse del hospedero parece basarse en una evaluación de su calidad, siendo determinante el tamaño del mismo (Rosenheim y Rosen 1992), y en general, prefieren alimentarse de los estadios juveniles (Heimpel y Rosenheim 1995). Por lo tanto, el estado del hospedero seleccionado para alimentarse *vs.* parasitismo podría tener un impacto en el rendimiento final del parasitoide como agente de control biológico. Además, en el caso de *T. triozae*, no existe información sobre la influencia que pudiera tener la morfología de la planta hospedera sobre el parasitismo y alimentación en ninfas de *B. cockerelli*. En este estudio se determinaron diversos parámetros de vida (parasitismo, alimentación, longevidad y proporción de sexos) de *T. triozae* sobre *B. cockerelli* en folíolos de tomate y hojas de chile.

Materiales y métodos

Crías del hospedero y parasitoide. De una cría establecida en el Instituto de Fitosanidad del Colegio de Posgraduados, Montecillos, Estado de México, México, se obtuvieron dos plantas de tomate, *S. lycopersicum* (var. Río Grande), infestadas con huevos y ninfas de diferentes estadios de *B. cockerelli*. Estas plantas se transportaron al Laboratorio de Entomología Agrícola (LEA) del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) en Tarímbaro, Michoacán, México. Después de la emergencia, los adultos se colocaron, con la ayuda de un aspirador bucal, sobre plantas de tomate, *S. lycopersicum* (var. Pony Express F₁, Harris Moran) de 30 cm de altura, que se introdujeron en una jaula de madera (30 x 50 x 30 cm) cubierta con tela de organza y se mantuvieron en un invernadero a 16-30 °C, HR de 60% y fotoperiodo de ~14:10 h luz-oscuridad.

La cría del parasitoide *T. triozae* se inició con adultos provenientes de ninfas de *B. cockerelli* parasitadas y coleccionadas el 7 julio 2011 en un cultivo de chile, *C. annum* (var. Chilaca), ubicado a 3,5 km de la localidad De La Laja (20°42'26,74"N 101°21'57,37"O 1731 msnm), Guanajuato, México. Se seleccionaron hojas de chile con ninfas N₃, N₄ y N₅ parasitadas (color cobrizo oscuro), y se colocaron en bolsas Ziploc® para su transporte al LEA del IIAF-UMSNH, donde se introdujeron en una caja de plástico ventilada (27 x 17,5 cm) hasta la emergencia de los adultos del parasitoide. Para evitar la deshidratación de las hojas, se puso una capa de papel absorbente húmedo en el fondo. Después de la emergencia, los adultos del parasitoide se introdujeron en las jaulas de madera donde se encontraban las plantas de tomate infestadas con ninfas N₃, N₄ y N₅ de *B. cockerelli*. Los adultos de *T. triozae* se alimentaron con pequeñas gotas de miel de abeja al 100%, colocadas sobre rectángulos de PVC (22 x 1,5 cm) dispuestos en la parte superior interna de las jaulas. Los

parasitoides se mantuvieron en laboratorio a ~25 °C, HR de 56% y fotoperiodo de 12:12 h luz-oscuridad.

Parasitismo, alimentación, longevidad y proporción de sexos de *T. triozae*. Este experimento se realizó con el fin de determinar si la edad de la hembra de *T. triozae* tiene influencia en su capacidad de parasitismo y alimentación sobre los diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*, así como en la longevidad y proporción de sexos de sus descendientes (generación F₁). Con la ayuda de un pincel de cerdas finas, se infestaron dos folíolos de tomate, con siete ninfas N₃/folíolo (≤ 24 h después de la ecdisis) de *B. cockerelli* y dos horas después se cubrieron con un vaso de plástico transparente de 1 L de capacidad (Reyma®), que llevaba en la parte superior, un orificio de 5 cm de diámetro cubierto con tela de organza para facilitar la aireación y evitar el escape de los insectos. Posteriormente se introdujeron tres hembras de *T. triozae* (72 h de edad), presuntamente fecundadas, a través de un orificio (0,5 mm de diámetro) que se realizó en su parte media y que se cubrió con un trozo de algodón. Este procedimiento se repitió para ninfas N₄ y N₅. Para evitar la desecación de los folíolos de tomate, se rodearon de un círculo de esponja Scotch Brite® y se introdujeron en vasos de plástico (3,8 cm diámetro x 3,1 cm altitud) con 28 ml de una solución nutritiva (Beitia y Garrido 1991).

Cuando las hembras de *T. triozae* tenían 3; 4,5; 6; 7,5; 10 y 12,5 días de edad se les ofreció para parasitar, sucesivamente, cada uno de los estadios ninfales N₃, N₄ y N₅ de *B. cockerelli* durante 36 h. Se realizaron diez repeticiones por edad de la hembra y estadio ninfal del hospedero.

Después de cada exposición, se anotó el número de ninfas de las que se había alimentado el parasitoide, reconocibles por la forma de V invertida que adoptan sin contenido de hemolinfa en su cuerpo, lo que las asemeja a una exuvia ninfal. Once días después de cada exposición, se registró el porcentaje de parasitismo sobre cada uno de los estadios ninfales ensayados, y cuando emergieron los adultos de la F₁, la proporción sexual y su longevidad, para lo cual se individualizaron hembras y machos en vasos de plástico ventilados (5,7 cm diámetro x 4,4 cm altitud), se alimentaron tal y como se ha descrito y se observaron cada seis horas hasta su muerte.

Influencia de la planta hospedera en el parasitismo y alimentación de *T. triozae*. Este experimento se realizó con el fin de determinar si la planta hospedera y estadio ninfal de *B. cockerelli* influyen en el parasitismo y alimentación de las hembras de *T. triozae*. Para ello, en una jaula de plástico (22 x 13,5 x 22 cm) con la base de poliestireno y la parte superior de organza sujeta con un velcro (para ventilación y manipulación de los parasitoides), se colocaron al azar tres hojas de chile y tres folíolos de tomate previamente infestados con 21 ninfas (N₃, N₄ y N₅) de *B. cockerelli*. Posteriormente, se introdujeron 20 hembras de *T. triozae* (13 días de edad) presuntamente fecundadas, durante 24 h. Las hembras tenían experiencia previa en parasitación, porque previo al experimento, se les había ofrecido constantemente ninfas N₃, N₄ y N₅ de *B. cockerelli* para parasitar. La infestación y conservación de las hojas de chile y folíolos de tomate, se realizó de la misma forma que en el experimento anterior. Se realizaron 10 repeticiones con registro del número de ninfas de las que se había alimentado cada hembra de *T. triozae*, y el porcentaje de parasitismo.

Tabla 1. Porcentaje de parasitismo ($\pm$ error estándar) de hembras de distintas edades de *T. triozae* sobre diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Edad de la hembra de <i>T. triozae</i> (días)					
	3	4,5	6	7,5	10	12,5
N3	11 $\pm$ 4 Aa	29 $\pm$ 4 Abc	21 $\pm$ 4 Aac	8 $\pm$ 4 Aad	11 $\pm$ 4 Aa	7 $\pm$ 4 Aae
N4	8 $\pm$ 4 Aa	20 $\pm$ 4 Aa	14 $\pm$ 4 ABa	16 $\pm$ 4 Aa	30 $\pm$ 4 Bb	31 $\pm$ 4 Bb
N5	0 $\pm$ 4 Ba	0 $\pm$ 4 Ba	3 $\pm$ 4 Ba	4 $\pm$ 4 Aa	7 $\pm$ 4 Aa	8 $\pm$ 4 Aa

Medias dentro de las columnas (letras mayúsculas) y dentro de líneas (letras minúsculas) seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

Durante todos los ensayos, los parasitoides tuvieron a su disposición, pequeñas gotas de miel de abeja al 100% y agua destilada (vasos de plástico de 3,8 cm diámetro x 3,1 cm altura cubiertos con papel Parafilm® atravesado por una tira de esponja Scotch Brite®).

Análisis de datos. Los datos de parasitismo y alimentación de *T. triozae* sobre los diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*, cuando se colocaron de forma separada sobre los folíolos de tomate o cuando se determinó la influencia de la planta hospedera (tomate y chile) sobre estos dos parámetros, así como la proporción de sexos y longevidad de los adultos de la generación F_1 , se sometieron a un análisis de varianza (ANOVA). Las medias se separaron con la prueba de diferencias mínimas significativas ($P < 0,05$) (SAS/STAT versión 8,1; SAS Institute, Cary, NC).

Resultados

Parasitismo. El porcentaje de parasitismo de las hembras de *T. triozae* sobre ninfas de *B. cockerelli* varió con la edad de las hembras del parasitoide y con la de las ninfas del hospedero (Tabla 1). Los niveles de parasitismo oscilaron entre 8-29% y 8-31% para las ninfas N_3 y N_4 , respectivamente y se registraron diferencias significativas ($F = 4,85$; $gl = 342$; $P = 0,0001$) para las diferentes edades de las hembras del parasitoide. Cuando se ofrecieron ninfas N_4 , las hembras de mayor edad del parasitoide (10 y 12,5 días), parasitaron significativamente más que las jóvenes. El estadio N_5 fue el menos preferido, con niveles de parasitismo realmente bajos (0-8%). Generalmente, los porcentajes más altos de parasitismo se observaron sobre ninfas N_4 , alcanzándose niveles del 30%, que fueron significativamente distintos de los registrados con ninfas N_3 y N_5 .

Alimentación. Hubo diferencias significativas en la alimentación ($F = 3,37$; $gl = 342$; $P = 0,0001$) entre las seis edades de las hembras de *T. triozae*, y los estadios ninfales ofrecidos

(Tabla 2). La alimentación fue mayor en ninfas N_3 (entre 11-28%), seguida de N_4 (entre 6-16%) y N_5 (entre 0-7%). Se observaron diferencias significativas entre hembras de 4,5 y 12,5 días de edad y los porcentajes más altos de alimentación se obtuvieron siempre con hembras de 7,5 días con independencia del estadio ninfal ofrecido (16-28%).

Longevidad. No hubo diferencias significativas en la longevidad de machos y/o hembras emergidos a partir de ninfas N_3 - N_4 - N_5 parasitadas por hembras de *T. triozae* de 4,5; 7,5 y 12,5 días de edad, pero los machos vivieron menos días que las hembras (Tabla 3). A partir de ninfas N_4 emergieron muchos menos parasitoides que a partir de las N_3 , y fueron en general hembras que vivieron 49-57 y 53 días. A partir de ninfas N_5 sólo emergieron hembras del parasitoide cuando la edad de la hembra que parasitaba era la mayor estudiada (12,5 días).

Proporción de sexos de *T. triozae*. El estadio ninfal de *B. cockerelli* y la edad de las hembras de *T. triozae* afectaron significativamente ($F = 7,94$; $gl = 156$; $P = 0,0001$) la proporción de sexos de la F_1 de este parasitoide (Tabla 4). Cuando las hembras de *T. triozae* de 4,5 y 7,5 días de edad parasitaron ninfas N_3 de *B. cockerelli*, la proporción de descendientes machos (45%) y hembras (55%) fue la misma. Sin embargo, hubo más machos (87%) que hembras (13%) en la descendencia de las hembras de mayor edad (12,5 días). La F_1 proveniente de ninfas N_4 fue muy similar (entre 5-14% de machos y entre 86-95% de hembras) para las tres edades del parasitoide. De las ninfas N_5 hubo una escasísima emergencia y siempre femenina (sólo dos y diez hembras cuando la hembra parasitó con 7,5 y 12,5 días de edad).

Influencia de la planta hospedera sobre el parasitismo y alimentación de *T. triozae*. Los folíolos de tomate y hojas de chile, así como el estadio ninfal de *B. cockerelli* no influyeron ($F = 1,04$; $gl = 54$; $F = 0,403$) en los porcentajes de parasitación de las hembras de *T. triozae* (Tabla 5), aunque

Tabla 2. Porcentaje de alimentación ($\pm$ error estándar) de hembras de distintas edades de *T. triozae* sobre diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Edad de la hembra de <i>T. triozae</i> (días)					
	3	4,5	6	7,5	10	12,5
N3	16 $\pm$ 4 Aa	17 $\pm$ 4 Aac	11 $\pm$ 4 Aad	28 $\pm$ 4 Abc	13 $\pm$ 4 Aa	25 $\pm$ 4 Aa
N4	6 $\pm$ 4 ABa	14 $\pm$ 4 Aab	10 $\pm$ 4 Aa	19 $\pm$ 4 Abc	11 $\pm$ 4 Aac	16 $\pm$ 4 Aba
N5	0 $\pm$ 4 Ba	0,7 $\pm$ 4 Ba	4 $\pm$ 4 Aa	16 $\pm$ 4 Abc	5 $\pm$ 4 Aac	5 $\pm$ 4 Bac

Medias dentro de las columnas (letras mayúsculas) y dentro de líneas (letras minúsculas) seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

Tabla 3. Longevidad de la progenie (generación F₁) ($\pm$ error estándar) de *T. triozae* proveniente de diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Edad de la hembra de <i>T. triozae</i> (días)					
	4,5		7,5		12,5	
	Macho (N)	Hembra (N)	Macho (N)	Hembra (N)	Macho (N)	Hembra (N)
N3	50 $\pm$ 4 a (18)	58 $\pm$ 4 Aa (22)	43 $\pm$ 4 a (7)	51 $\pm$ 7 Aa (4)	33 $\pm$ 5 A (7)	_ (1)
N4	_ (2)	49 $\pm$ 3 A (26)	_ (1)	57 $\pm$ 4 A (21)	39 $\pm$ 6 Aa (87)	53 $\pm$ 3 Aa (35)
N5	ND	ND	ND	_ (2)	ND	65 $\pm$ 6 A (10)

Entre cada edad de la hembra de *T. triozae*, medias dentro de cada columna (letras mayúsculas) y dentro de cada línea (letras minúsculas), seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

N = Número de individuos a los cuales se les siguió la longevidad.

ND = No determinada porque no hubo descendencia.

_ = Datos no incluidos en el análisis debido a que la descendencia de los parentales fue ≤ 2 .

los niveles de parasitismo fueron en general más elevados sobre las ninfas N₄.

Las tasas de consumo de *T. triozae* sobre ninfas de *B. cockerelli* oscilaron entre un 17 y un 36%. El estadio ninfal de *B. cockerelli* sí influyó en la alimentación de *T. triozae* sobre cada especie de planta ensayada y para una misma planta hospedera, la tasa de consumo fue significativamente más baja sobre N₅, que sobre N₃ o N₄ ($F = 2,50$; $gl = 54$; $F = 0,041$) (Tabla 6). Para un mismo estadio ninfal, no se registraron diferencias entre las dos plantas hospederas.

Discusión

Los parasitoides se pueden desarrollar con éxito sobre más de un estadio de desarrollo de sus hospederos, pero el costo del parasitismo puede variar notablemente entre éstos (Godfray 1994). Así en nuestros estudios hemos comprobado que las hembras de *T. triozae* parasitan ninfas de diferentes edades del huésped *B. cockerelli*, pero prefirieron las N₄ antes que las N₃ o N₅, en ensayos de no elección sobre folíolos de tomate, y los valores de parasitismo coinciden con los registrados para este insecto por Caudillo (2010) en plantas de chile (5%, 62% y 35% para N₃-N₄ y N₅, respectivamente). Pero especies próximas, se pueden comportar de manera diferente, pues la especie cercana *Tamarixia radiata* (Waterston, 1922) (Hymenoptera: Eulophidae) aunque prefiere también parasitar ninfas N₄ (77%) de su huésped [el psílido asiático de los cítricos *Diaphorina citri* (Kuwayama, 1908) (Hemiptera: Psyllidae)], parasita más ninfas jóvenes N₃ (28%) que N₅ (3%) (Tang y Huang 1991). Sobre el estadio más preferido del hospedero *B. cockerelli*, N₄, los porcentajes de parasitismo de las hembras de *T. triozae* incrementaron con la edad de la hembra al parasitar (30 y 31% para las de 10 y 12,5 días de edad y 8 a 14% para las de 3 a 6 días). Similarmente, los máximos

porcentajes de parasitismo (alrededor del 30%) se obtuvieron entre los 13 y 16 días de edad de las hembras de *T. triozae* cuando se les ofreció una mezcla de ninfas N₄ y N₅ (A. Luna C., com. pers. 2012). El hecho de que la parasitación de *T. triozae* sobre *B. cockerelli* haya sido proporcional al incremento de su edad pudo ser debido a su condición sinovigénica. Las hembras de estos parasitoides deben de madurar sus huevos a través de su vida adulta antes de ser depositados sobre sus hospederos (Jervis y Coplan 1996; Heimpel y Rosenheim 1998).

Las hembras del género *Tamarixia* parecen preferir para alimentarse ninfas N₃ de sus huéspedes, pues tanto en nuestro trabajo *T. triozae* sobre *B. cockerelli* como *T. radiata* sobre *D. citri* (Tang y Huang 1991) exhibieron esa pauta. Esta preferencia alimentaria de los parasitoides por los estadios jóvenes del hospedero, se da también en otras especies, como *Encarsia sophia* (Girault y Dodd, 1915) y *Eretmocerus melanoscutus* (Zolnerowich y Rose, 1998) (Hymenoptera: Aphelinidae) sobre *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera: Aleyrodidae) (Lian y Tong 2007). Entre las razones de este comportamiento podría estar un menor gasto energético en la manipulación comparado con estadios más viejos, o que sólo los estadios jóvenes le proporcionan los requerimientos nutricionales necesarios para el desarrollo de su descendencia.

La longevidad de la generación F₁ de *T. triozae*, no difirió según la edad de la hembra al parasitar o según el estadio ninfal del hospedero *B. cockerelli* parasitado, al igual que se ha visto para *Tamarixia leucaenae* (Boucek, 1988) (Hymenoptera: Eulophidae) sobre el psílido de la leucaena, *Heteropsylla cubana* (Crawford, 1914) (Hemiptera: Psyllidae) (Patil *et al.* 1993). En ambos estudios, los adultos de los parasitoides se alimentaron constantemente con miel de abeja al 100%, lo que sin duda pudo incrementar la longevidad de ambas es-

Tabla 4. Proporción de sexos de la descendencia (generación F₁) ($\pm$ error estándar) de *T. triozae* proveniente de diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli*.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Edad de la hembra de <i>T. triozae</i> (días)					
	4,5		7,5		12,5	
	Macho (N)	Hembra (N)	Macho (N)	Hembra (N)	Macho (N)	Hembra (N)
N3	45 $\pm$ 6 Aa (18)	55 $\pm$ 6 Aa (22)	45 $\pm$ 11 Aa (7)	55 $\pm$ 11 Aa (4)	87 $\pm$ 13 Aa (7)	13 $\pm$ 8 Ab (1)
N4	14 $\pm$ 10 Ba (2)	86 $\pm$ 10 Bb (26)	5 $\pm$ 8 Ba (1)	95 $\pm$ 8 Bb (21)	12 $\pm$ 5 Ba (87)	88 $\pm$ 5 Bb (35)
N5	0 $\pm$ 0 BCa (0)	0 $\pm$ 0 BCa (0)	0 $\pm$ 0 Ba (0)	100 $\pm$ 0 Bb (2)	0 $\pm$ 0 BCa (0)	100 $\pm$ 0 BCb (10)

Entre cada edad y entre cada sexo de *T. triozae*, medias dentro de cada columna (letras mayúsculas) y cada línea (letras minúsculas) seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

Tabla 5. Porcentaje de parasitismo ($\pm$ error estándar) causado por *T. triozae* sobre diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli* presentes en folíolos de tomate y hojas de chile.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Planta hospedera	
	Tomate	Chile
N3	15 $\pm$ 7 Aa	22 $\pm$ 7 Aa
N4	34 $\pm$ 7 Aa	23 $\pm$ 7 Aa
N5	14 $\pm$ 7 Aa	17 $\pm$ 7 Aa

Medias dentro de cada columna (letras mayúsculas) y cada línea (letras minúsculas) seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

pecies, al proporcionarles carbohidratos necesarios para su desempeño biológico (Kapranas y Luck 2008).

Charnov *et al.* (1981), propusieron que el tamaño del hospedero influye en el éxito reproductivo de las hembras de los parasitoides y existen numerosos ejemplos en la bibliografía que lo apoyan. Las hembras de los parasitoides seleccionan a los huéspedes de mayor tamaño para depositar los huevos que darán origen a hembras, porque ofrecen mayor cantidad de recursos (Trivers y Willard 1973; Vinson e Iwantsch 1980). Así, para una misma especie de parasitoide, los hospederos de menor edad o más pequeños, dan lugar a una descendencia fundamentalmente masculina, que es haploide y los de mayor talla a femenina, que es diploide (Heinz 1996; Joyce *et al.* 2002). Similarmente, Escudero (2011) observó que en nuestra especie *T. triozae*, el sexo de la descendencia dependía del tamaño de las ninfas del huésped: las grandes daban lugar a mayor descendencia femenina (1371-1570 μ m; 10% machos y 90% hembras) y las pequeñas al contrario (971-1170 μ m; 60% machos y 40% hembras). En nuestro estudio, independientemente de la edad de la hembra (4,5-7,5-12,5 días) al parasitar las ninfas de diferentes edades del hospedero, en general emergieron más hembras que machos pero estas diferencias sólo fueron significativas para una cierta edad de la hembra, en la descendencia de ninfas N₄ y N₅. Sin embargo, las hembras de más edad (12,5 días) dieron lugar a un número de machos, significativamente mayor cuando parasitaron ninfas N₃. Entre los factores que influyen, está la reducción en calidad y cantidad de los espermatozoides presentes en la espermateca de la hembra del parasitoide (Godfray 1994) y la menor necesidad de recursos para producir machos, debido a que son haploides.

En el estudio de elección cuando el hospedero estaba sobre folíolos de tomate u hojas de chile, la parasitación de *T. triozae* fue idéntica, con independencia del estadio ninfal de *B. cockerelli* ofrecido (N₃, N₄ y N₅). Sin embargo, existió una

tendencia hacia una mayor parasitación de ninfas N₃ y N₅ sobre hojas de chile. En otras investigaciones, la preferencia de los insectos parasitoides hacia ciertos estados/estadios de desarrollo de sus hospederos dependió de la calidad y condición de éstos (King 1993; Godfray 1994), y de la planta hospedera (Qiu *et al.* 2005; Urbaneja *et al.* 2007). Las diferencias en la preferencia de parasitación pueden deberse a la pubescencia, y al grado de hirsutez de la misma, presente en las hojas de las plantas hospederas de la plaga (Qiu *et al.* 2005). En general, las hembras de los parasitoides requieren de mayor tiempo, e invierten más energía, para localizar y manipular a sus hospederos en plantas con mayor cantidad de pubescencia en sus hojas (Urbaneja *et al.* 2007). Así, el parasitoide *Eretmocerus mundus* (Mercet, 1931) (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitó mas ninfas N₂ y N₃ de *B. tabaci* sobre plantas de chile (30%) que sobre tomate (21%) (Chacón y López 2010) y *Eretmocerus* sp. cercano a *furuhashii* (Rose y Zolnerowich, 1994) (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitó más *B. tabaci* en tomate (*S. lycopersicum*), que en pepino (*Cucumis sativus* L., 1753), berenjena (*Solanum melongena* L., 1753) o col (*Brassica oleracea* L., 1753) (Qiu *et al.* 2005).

El consumo del parasitoide también puede ser influido por la planta hospedera. Urbaneja *et al.* (2007) observaron que las hembras de *E. mundus* consumieron el 100% de la ninfas N₂ de *B. tabaci* ofrecidas sobre plantas de *C. annuum*, y sólo el 69% sobre *S. lycopersicum*. En el presente estudio los porcentajes de ninfas consumidas no fueron significativamente diferentes para las dos plantas hospederas, pero para una misma planta, el consumo disminuyó al aumentar la edad ninfal siendo siempre significativamente inferior sobre ninfas N₅. Esto es congruente con los resultados obtenidos en el primer ensayo de este estudio, donde las hembras del parasitoide no tuvieron la posibilidad de elección entre los estadios ninfales de su hospedero.

Conclusiones

El impacto complementario del parasitismo y alimentación de *T. triozae* sobre su hospedero *B. cockerelli* podría ser importante desde el punto de vista práctico para contribuir al control de esta plaga de una manera más rápida y eficaz. Sin embargo, estos resultados de laboratorio, habría que validarlos en condiciones más reales (invernadero, semicampo) para conocer la verdadera importancia de este enemigo, antes de desarrollar un programa de gestión integrada de la plaga, donde es esencial conocer los parámetros de vida de *T. triozae* estudiados aquí.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo a través del Programa de Investigación 2012 y forma parte de la tesis de Licenciatura de Sinue I. Morales Alonso.

Literatura citada

- BEITIA, F.; GARRIDO, A. 1991. Influence of relative humidity on development and egg-laying in *Panonychus citri* under controlled conditions. EPPO Bulletin 21 (4): 719-722.
- BRAVO, M. E.; LÓPEZ, L. P. 2007. Principales plagas del chile de agua en los valles centrales de Oaxaca. Agro-produce. Abril 2007. 12-15.

Tabla 6. Porcentaje de alimentación ($\pm$ error estándar) de *T. triozae* sobre diferentes estadios ninfales de *B. cockerelli* presentes en folíolos de tomate y hojas de chile.

Estadio ninfal de <i>B. cockerelli</i>	Planta hospedera	
	Tomate	Chile
N3	36 $\pm$ 6 Ba	36 $\pm$ 6 Ca
N4	22 $\pm$ 6 Ba	20 $\pm$ 6 Ba
N5	18 $\pm$ 6 Aa	17 $\pm$ 6 Aa

Medias dentro de cada columna (letras mayúsculas) y cada línea (letras minúsculas) seguidas por la misma letra no difieren significativamente ($P > 0,01$; LSD separación de medias).

- BURGER, J. M. S.; KOMANY, A.; VAN, L. J. C.; VET, L. E. M. 2005. Importance of host feeding for parasitoids that attack honeydew-producing hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117 (2): 147-154.
- CAUDILLO R., K. B. 2010. Descripción morfológica, biología y susceptibilidad de *Tamarixia triozae* (Burks) (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoide de *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: triozidae), a diferentes insecticidas. Tesis de Maestría. Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. Disponible en: <http://www.google.com.mx/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&ved=0CCYQFjAA&url=http%3A%2F%2Fbibliotecavirtual.dgb.umich.mx%3A8083%2Fjspui%2Fbitstream%2F123456789%2F6031%2F1%2FDESCRIB-2.PDF&ei=uu-2UKWmE299mHywHmt4DICg&usq=AFQjCNEo-msJtVEVidgwILmnyABCO9pVIA> [Fecha revisión: 28 noviembre 2012].
- CHACÓN, C. Y.; LÓPEZ, S. N. 2010. Biología de *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae), parasitoide del complejo *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae), en condiciones de laboratorio. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 69 (1-2): 45-56.
- CHARNOV, E. L.; LOS-DEN HARTOGH, R. L.; JONES, W. T.; VAN DEN ASSEM, J. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289 (1-8): 27-33.
- DÁVILA, M. D. M. D.; CERNA, CH. E.; AGUIRRE, U. L. A.; GARCÍA, M. O.; OCHOA, F. Y. M.; GALLEGOS, M. G.; LANDEROS, F. J. 2012. Susceptibilidad y mecanismos de resistencia a insecticidas en *Bactericera cockerelli* (Sulc.) en Coahuila, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 3 (6): 1145-1155.
- ESCUADERO G., G. G. 2011. Efecto de la calidad del huésped y edad del parasitoide en la proporción sexual de *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. Disponible en: http://www.google.com.mx/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=2&ved=0CCUQFjAB&url=http%3A%2F%2Fwww.biblio.colpos.mx%3A8080%2Fjspui%2Fbitstream%2Fhandle%2F10521%2F592%2FEscudero_Giffard_GG_Entomologia_Acarologia_MC_2011.pdf%3Fsequence%3D1&ei=ney2UMmTPOHOyAHks4AY&usq=AFQjCNHQppoJ6anppuww-gHxVx-7GgcQIA [Fecha revisión: 28 noviembre 2012].
- GIRON, D.; PINCEBOURDE, S.; CASAS, J. 2004. Lifetime gains of host-feeding in a synovigenic parasitic wasp. *Physiological Entomology* 29 (5): 436-442.
- GODFRAY, H. C. J. 1994. Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, New Jersey. 437 p.
- HANSEN, A. K.; TRUMBLE, J. T.; STOUTHAMER, R.; PAINE, T. D. 2008. A new Huanglongbing species, "Candidatus *Liberibacter psyllaurous*" found to infect tomato and potato, is vectored by psyllid *Bactericera cockerelli* (Sulc). *Applied and Environmental Microbiology* 74 (18): 5862-5865.
- HEIMPEL, G. E.; COLLIER, T. R. 1996. The evolution of host-feeding behavior in insect parasitoids. *Biological Reviews* 71 (3): 373-400.
- HEIMPEL, G. E.; ROSENHEIM J. A. 1995. Dynamic host feeding by the parasitoid *Aphytis melinus*: the balance between current and future reproduction. *Journal of Animal Ecology* 64 (2): 153-167.
- HEIMPEL, G. E.; ROSENHEIM, J. A. 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* 11 (2): 160-168.
- HEINZ, M. K. 1996. Host size selection and sex allocation behavior among parasitoid trophic levels. *Ecological Entomology* 21 (3): 218-226.
- JAGOEUX, S.; BOVE, J. M.; GARNIER, M. 1997. Comparison of the 16S/23S ribosomal intergenic regions of 'Candidatus *Liberibacter*' 'Candidatus *Liberibacter americanus*' 'asiaticum' and 'Candidatus *Liberibacter africanus*', the two species associated with citrus huanglongbing (greening) disease. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 47: 224-227.
- JERVIS, M. A.; COPLAN, M. J. W. 1996. The life cycle. p. 63-161. En: Jervis, M.; Kidd, N. (eds.). *Insect natural enemies practical approaches to their study and evaluation*. Chapman & Hall, Londres. 491 p.
- JOYCE, A. L.; MILLAR, J. G.; PAINE, T. D.; HANKS, L. M. 2002. The effect of host size on the sex ratio of *Syngaster Lepidus*, a parasitoid of eucalyptus longhorned borers (*Phoracantha* spp.). *Biological Control* 24 (3): 207-213.
- KAPRANAS, A.; LUCK, R. F. 2008. Egg maturation, host feeding, and longevity in two *Metaphycus* parasitoids of soft scale insects. *Biological Control* 47 (2): 147-153.
- KING, B. H. 1993. Sex ratio manipulation by parasitoid wasps. p. 419-441. En: Wrensch, D. L.; Ebbert, M. A. (eds.). *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman & Hall, Nueva York. 630 p.
- LIAN, S. Z.; TONG, X. L. 2007. Host-feeding of three parasitoid species on *Bemisia tabaci* biotype B and implications for whitefly biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 127 (1): 55-63.
- LIEFTING, L. W.; PEREZ-EGUSQUIZA, X. C.; CLOVER, G. R. G. 2008. A new *Candidatus Liberibacter* species in *Solanum tuberosum* in New Zealand. *Plant Disease* 92 (10): 1474.
- LIEFTING, L. W.; SOUTHERLAND, P. W.; WARD, L. I.; PAICE, K. L.; WEIR, B. S.; CLOVER, G. R. G. 2009. A new "Candidatus *Liberibacter*" species associated with diseases of solanaceous crops. *Plant Disease* 93 (3): 208-214.
- LIN, H.; DODDAPANENI, H.; MUNYANEZA, J. E.; CIVEROLO, E. L.; SENGODA, V. G.; BUCHMAN, J. L.; 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 (1): 215-219.
- LIU, D.; 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 (2): 197-204.
- MUNYANEZA, J. E.; CROSSLIN, J. M.; 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 (3): 656-663.
- MUNYANEZA, J. E.; GOLOSBY, J. A.; CROSSLIN, J. M.; UPTON, J. E. 2007b. Further evidence that zebra chip potato disease in the lower Rio Grande Valley of Texas is associated with *Bactericera cockerelli*. *Subtropical Plant Science* 59: 30-37.
- PATIL, N. G.; BAKER, P. S.; POLLARD, G. V. 1993. Life histories of *Psillaephagus yaseeni* (Hymenoptera: Encyrtidae) and *Tamarixia leucaenae* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids of the leucaena psyllid *Heteropsylla cubana*. *Entomophaga* 38 (4): 565-577.
- QIU, B. L.; DE BARRO, P. J.; REN, S. X. 2005. Development, survivorship and reproduction of *Eretmocerus* sp. nr. *furuhashii* (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on glabrous and non-glabrous host plants. *Bulletin of Entomological Research* 95 (4): 313-319.
- ROJAS, R. P. 2010. Biología de *Tamarixia triozae* (Burks) (Hymenoptera: Eulophidae) parasitoide de *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae). Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. Disponible en: http://www.google.com.mx/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=2&ved=0CC0QFjAB&url=http%3A%2F%2Fwww.biblio.colpos.mx%3A8080%2Fjspui%2Fbitstream%2Fhandle%2F10521%2F263%2FRojas_Rojas_P_MC_Entomologia_y_Acarologia_2010.pdf%3Fsequence%3D1&ei=

- yve2ULDQN8PvygHx-4DAAw&usg=AFQjCNFw92PxVQdlpSRJVVvn1YXBsizJpg [Fecha revisión: 28 noviembre 2012].
- ROSENHEIM, J. A.; ROSEN, D. 1992. Influence of egg load and host size on host feeding behaviour by the parasitoid *Aphytis lingnamensis*. *Ecological Entomology* 17 (3): 263-272.
- TANG, Y. Q.; HUANG, Z. P. 1991. Studies on the biology of two primary parasites of *Diaphorina citri* Kuwayama (Homoptera: Psyllidae). En: Proceedings of the 6th international Asia Pacific workshop on integrated citrus health management, Kuala Lumpur, Malasia, 24-30 junio, 1991. Disponible en: http://www.google.com.mx/search?q=el+piasis&ie=utf-8&oe=utf-8&aq=t&rls=org.mozilla:es-ES:official&client=firefox-a#hl=es&gs_rn=1&gs_ri=serp&pq=el%20piasis&387_cp=76&gs_id=k&xhr=t&q=Studies%20on%20the%20biology%20of%20two%20primary%20parasites%20of%20Diaphorina%20citri%20Kuwayama&es_nrs=true&pf=p&client=firefox-a&hs=kXw&tbo=d&rls=org.mozilla:esES%3Aofficial&sclient=psyab&oq=Studies+on+the+biology+of+two+primary+parasites+of+Diaphorina+citri+Kuwayama&gs_l=&pbx=1&bav=on.2,or_r_gc.r_pw.r_qf.&bvm=bv.41524429,d.aWM&fp=dea2ea0899c547cc&biw=1252&bih=534 [Fecha revisión: 28 noviembre 2012].
- TRIVERS, R. L.; WILLARD, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179 (4068): 90-92.
- URBANEJA, A.; SÁNCHEZ, E.; STANSKY, P. A. 2007. Life history of *Eretmocerus mundus*, a parasitoid of *Bemisia tabaci* on tomato and sweet pepper. *BioControl* 52 (1): 25-39.
- VINSON, S. B.; IWANTSCH, G. F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 25: 397-419.
- Recibido: 28-ene-2013 • Aceptado: 6-oct-2013
- Citación sugerida:
- MORALES A., SINUE ISABEL; ANA MABEL MARTÍNEZ; JOSÉ ISAAC FIGUEROA; ALMA MIRELLA ESPINO H.; JUAN MANUEL CHAVARRIETA Y.; RUY ORTÍZ R.; CHRISTIAN LUIS RODRÍGUEZ E. y SAMUEL PINEDA. 2013. Parámetros de vida del parasitoide sinovigénico *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae). *Revista Colombiana de Entomología* 39 (2): 243-249.