

SECCIÓN II. TIPOS DE ENEMIGOS NATURALES

CAPÍTULO 3: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS PARASITOIDES

Los enemigos naturales son el recurso fundamental del control biológico. Los agentes de control provienen de muchos grupos y difieren ampliamente en su biología y ecología. Un conocimiento detallado de la taxonomía, biología y ecología del enemigo natural es una gran ventaja para los practicantes del control biológico. Los parasitoides son a menudo los enemigos naturales más eficientes de los insectos plaga.

PARTE I: DIVERSIDAD DE LOS PARASITOIDES

¿QUÉ ES UN PARASITOIDE?

Los parasitoides han sido el tipo más común de enemigo natural introducido contra insectos plaga (Hall y Ehler, 1979; Greathead, 1986a). A diferencia de los parásitos verdaderos, los parasitoides matan a sus hospederos y completan su desarrollo en un solo huésped (Doutt, 1959; Askew, 1971; Vinson, 1976; Vinson y Iwantsch, 1980; Waage y Greathead, 1986; Godfray, 1994). La mayoría de los parasitoides pertenecen a los órdenes Diptera o Hymenoptera, unos pocos son Coleoptera, Neuroptera o Lepidoptera. Pennacchio y Strand (2006) discutieron la evolución de los ciclos de vida de los parasitoides himenópteros. De 26 familias de parasitoides, los generos usados más frecuentemente en control biológico son Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae y Aphelinidae (Hymenoptera), y Tachinidae (Diptera) (Greathead, 1986a).

TÉRMINO Y PROCESOS

Todos los estados de desarrollo del insecto pueden ser parasitados. A las avispidas Trichogrammatidae que atacan huevecillos se les llama *parasitoides de huevos*. Las especies que atacan larvas son *parasitoides larvales* y así sucesivamente. Los parasitoides cuyas larvas se desarrollan dentro del hospedero se llaman *endoparasitoides* (Figura 3-1a) y los que se desarrollan externamente son *ectoparasitoides*.

Los ectoparasitoides a menudo atacan hospederos en minas de hojas, hojas enrolladas o agallas, lo que evita que el hospedero y el parasitoide estén separados. Si los parasitoides permiten que los hospederos crezcan después de ser atacados son llamados *koinobion-*



Figura 3-1a. Pupa (cuerpo oscuro) del endoparasitoide *Encarsia luteola* Howard dentro del integumento de su mosca blanca hospedera. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 3-1b. Capullos de un parasitoide gregario en una larva de mariposa luna *Actias luna* (L.). (Fotografía cortesía de Ron Billings, www.forestryimages.org, UGA3226063.)

tes. El grupo koinobionte incluye parasitoides internos que atacan larvas jóvenes o ninfas, a unos pocos ectoparasitoides como algunos ichneumónidos pimplinos en arañas y a la mayoría de los ichneumónidos ctenopelmatinos (Gauld y Bolton, 1988). En contraste, los *idiobiontes* no permiten el desarrollo del hospedero después del ataque. Son parasitoides internos de huevos, pupas o adultos, o parasitoides externos que paralizan larvas (Godfray, 1994). Los parasitoides internos de estados diferentes a los huevecillos deben suprimir el sistema inmunológico del hospedero mientras que los parasitoides de huevos y los parasitoides externos no. Los parasitoides que deben superar el sistema inmunológico del hospedero a menudo son más especializados que los grupos que no lo hacen. Los parasitoides de huevos, como las especies de *Trichogramma*, por ejemplo, tienen rangos de hospederos mucho más amplios que los parasitoides larvales internos, como las especies del braconido *Cotesia*.

Los términos que describen el número de individuos o de especies parasíticas que se desarrollan en un solo hospedero, incluyen al *parasitoide solitario*, el cual denota que sólo un parasitoide por hospedero puede desarrollarse hasta la madurez, y el *parasitoide gregario* (Figura 3-1b), donde varios pueden hacerlo.

El *superparasitismo* ocurre cuando varios huevos de una especie de parasitoide pueden sobrevivir en un mismo huésped mientras que la presencia de dos o más individuos de diferentes especies es llamada *multiparasitismo*. El *hiperparasitismo* ocurre cuando un parasitoide ataca

a otro, el cual generalmente se considera desfavorable para el control biológico, excepto en casos especiales como el adelfoparasitismo de moscas blancas.

El patrón de maduración de los huevos durante la vida de un parasitoide afecta la manera potencial en que el parasitoide puede ser usado en control biológico. Las especies *pro-ovigénicas* emergen con el suministro de huevos para toda su vida, permitiendo un ataque rápido de muchos hospederos. Por el contrario, los huevos de las especies *sinovigénicas* se desarrollan gradualmente durante la vida de la hembra. Un *índice de ovigenia (OI)* es la proporción del suministro de huevos de un parasitoide que está presente en el momento de su emergencia (Jervis and Ferns, 2004), y las especies estrictamente pro-

ovigénicas obtienen un índice de 1.0. Los parasitoides sinovigénicos necesitan proteína para la maduración de sus huevos. Algunas especies sinovigénicas se alimentan de néctar o mielecilla pero otras consumen la hemolinfa del hospedero. Ésta es obtenida al pinchar el integumento del hospedero con el ovipositor y consumiendo la hemolinfa conforme sale de la herida (Figura 3-2 a,b,c). El proceso se llama *alimentación en el hospedero*, un comportamiento presente en muchos parasitoides himenópteros (Bartlett, 1964a; Jervis and Kidd, 1986).

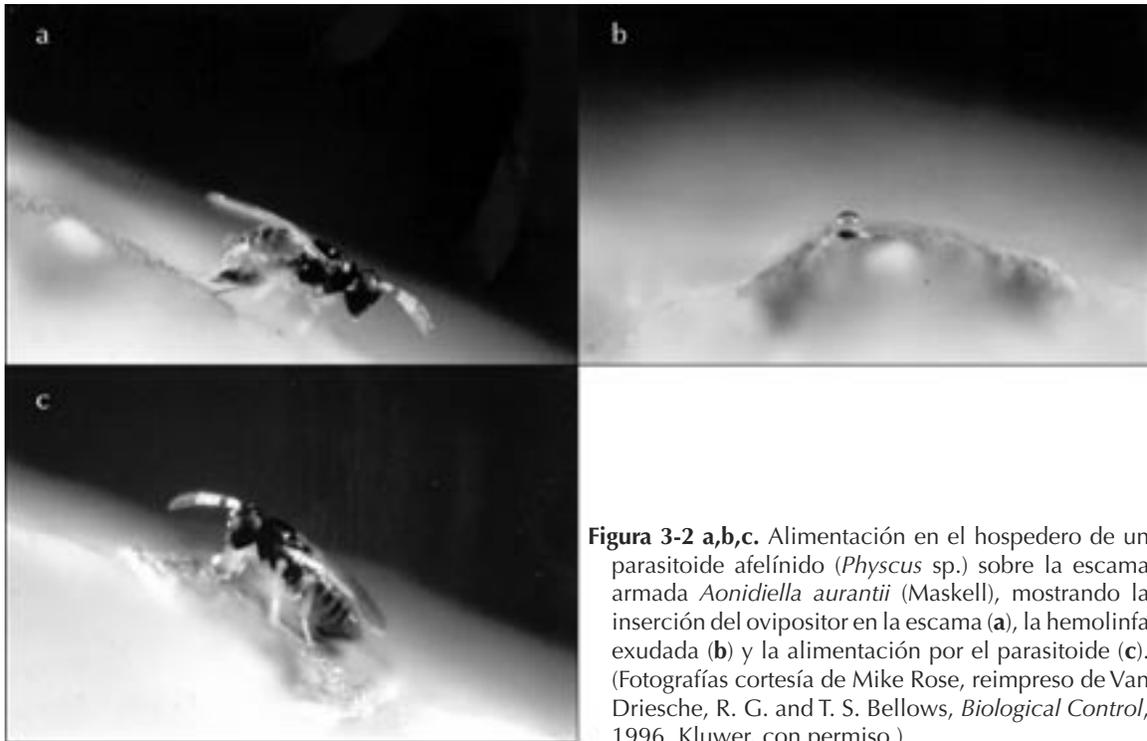


Figura 3-2 a,b,c. Alimentación en el hospedero de un parasitoide afelínido (*Phycus* sp.) sobre la escama armada *Aonidiella aurantii* (Maskell), mostrando la inserción del ovipositor en la escama (a), la hemolinfa exudada (b) y la alimentación por el parasitoide (c). (Fotografías cortesía de Mike Rose, reimpresso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

ALGUNAS REFERENCIAS SOBRE FAMILIAS DE PARASITOIDES

Para información general acerca de familias de parasitoides, ver Clausen (1962) (útil pero desactualizada), Askew (1971), Waage y Greathead (1986), Gauld y Bolton (1988), Gris-sell y Schauff (1990), Godfray (1994), Hanson y Gauld (1995), Quicke (1997), y Triple-horn y Johnson (2005). Para información sobre registros de hospederos, ver Fry (1989). Información más completa está disponible en catálogos regionales como el de Krombein *et al.* (1979). Townes (1988) recopiló fuentes de literatura taxonómica de himenópteros parasíticos. Una clave para familias de Hymenoptera del mundo es provista por Goulet y Huber (1993); una clave para familias neárticas de Chalcidoidea es ofrecida por Grissell y Schauff (1990), y para los géneros por Gibson *et al.* (1997). Una base de datos electrónica de calcidoideos es mantenida por Noyes en <http://www.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/projects/chalcidoids/>. El material está disponible en CD en <http://www.nhm.ac.uk/publishing/pubrpch.html>. Yu y van Achterberg (2004) elaboraron un catálogo electrónico de todos los Ichneumonoidea (<http://www.taxapad.com/>).

Wharton *et al.* (1997) publicaron una clave de géneros de braconidos del Hemisferio Occidental. Shaw y Huddleston (1991) resumieron la información sobre la biología de los braconidos. Existen catálogos actualizados a nivel mundial de Evaniidae (Deans, 2005) y Proctotrupoidea (Johnson, 2005). Para conocer la revisión de Scelionidae, ver Austin *et al.* (2005).

GRUPOS DE PARASITOIDES

MOSCAS PARASÍTICAS

Trece familias de moscas incluyen especies parasíticas de artrópodos o de caracoles (Cecidomyiidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Bombyliidae, Phoridae, Pipunculidae, Conopidae, Pyrgotidae, Sciomyzidae, Cryptochetidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tachinidae) pero las más importantes son Tachinidae, Phoridae y Cryptochetidae. Ver Feener y Brown (1997) para una revisión de los dípteros como parasitoides.

PHORIDAE

Estas moscas han sido criadas de termitas, abejas, grillos, larvas de Lepidoptera, pupas de polillas y larvas de moscas pero actualmente son de mayor interés como parasitoides de las hormigas de fuego invasoras (Williams y Banks, 1987; Feener y Brown, 1992; Williams *et al.*, 2003; Porter *et al.*, 2004). (**Figura 3-3**).



Figura 3-3. Adulto de la mosca fórida *Pseudacteon litoralis* Borgmeier atacando una obrera de la hormiga de fuego importada *Solenopsis invicta* (Burden). (Fotografía cortesía de S. D. Porter y L. A. Calcaterra, USDA-ARS.)

CRYPTOCHETIDAE

Todas las especies pertenecen al género *Cryptochetum* y todas parasitan escamas margaródidas. *Cryptochetum iceryae* (Williston) fue introducida a California (EU) desde Australia y controla a la escama acanalada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell), una plaga importante de los cítricos (Bartlett, 1978).

TACHINIDAE

Éstos (Figura 3-4) son los dípteros más importantes en el control biológico clásico. La mayoría son endoparasitoides solitarios y ninguno es hiperparasítico (Askew, 1971). *Lydella thompsoni* Herting fue introducida a los Estados Uni-



Figura 3-4. El taquírido *Erynniopsis antennata* Rondani es un parasitoide del escarabajo de la hoja del olmo *Pyrrhalta luteola* (Müller). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

dos para el control del barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Burbutis *et al.*, 1981). En Canadá, la introducción de *Cyzenis albicans* (Fallén) controló la polilla de invierno invasora *Operophtera brumata* L. (Embree, 1971). *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) fue introducida en Australia, donde controló una importante plaga de hortalizas, el chinche *Nezara viridula* (L.) (Coombs y Sands, 2000). Taquíridos como *Lixophaga diatraeae* (Townsend) han sido usados para liberaciones aumentativas (Bennett, 1971) mientras que otras especies han sido de interés como parasitoides indígenas de plagas nativas como por ejemplo *Bessa harveyi* (Townsend), la cual es parasitoide de la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Thompson *et al.*, 1979). Grenier (1988) revisó el papel de los taquíridos en el control biológico aplicado y Stireman *et al.* (2006) discutieron su evolución, conducta y ecología. Los taquíridos varían en la forma como atacan a sus hospederos (O'Hara, 1985). Los adultos de algunas especies

depositan huevos sobre sus hospederos o dentro de ellos mientras que otros retienen sus huevos y depositan larvas de primer estadio sobre, cerca o dentro de sus hospederos. Algunas otras colocan huevos o larvas sobre el follaje o el suelo. Los huevos puestos sobre el follaje, son colocados donde es posible que sean consumidos más tarde por su hospedero. En tales casos, sustancias volátiles de plantas emitidas como consecuencia del daño producido por herbívoros, pueden atraer a las moscas para ovipositar (Roland *et al.*, 1989). Los huevos puestos sobre el follaje a menudo son muy pequeños (microtipo) y son depositados en números mayores que los huevos más grandes (macrotipo) de las especies que ovipositan directamente sobre sus hospederos (Askew, 1971).

Los taquínidos varían desde especies casi específicas como *T. giacomelli* (Sands y Combs, 1999) hasta las extremadamente polífagas como *Compsilura concinnata* (Meigen), introducida para controlar la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) y la polilla de cola café (*Euproctis chrysorrhoea* [L.]) en Norteamérica. Aunque este taquínido logra un control altamente efectivo de la polillas de cola café, también causa un alto grado de mortalidad a polillas nativas del gusano de seda (Saturniidae) (Boettner *et al.*, 2000).

AVISPAS PARASÍTICAS

Los parasitoides ocurren en al menos 36 familias de Hymenoptera pero varían significativamente en el grado en el que han sido utilizados en control biológico, debido al tamaño de la familia y a los tipos de insectos que atacan. Los parasitoides de mayor importancia para el control biológico pertenecen a dos superfamilias, Chalcidoidea e Ichneumonoidea.

CHALCIDOIDEA

Incluye 16 familias con parasitoides, de las cuales Encyrtidae y Aphelinidae han sido usadas más frecuentemente en control biológico.

PTEROMALIDAE

Los pteromálidos atacan un amplio rango de hospederos con algunas distinciones, según la subfamilia o la tribu. Por ejemplo, las pupas de moscas muscoideas, escarabajos barrenadores de madera o avispas que anidan en tallos o en lodo son atacadas por los Cleonyminae; las moscas Agromyzidae, Cecidomyiidae, Tephritidae y Anthomyiidae por Miscogastrini, y diversos Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera por Pteromalinae. Algunas especies de *Muscidifurax* y *Spalangia* son criadas para liberaciones aumentativas contra moscas que se crían en estiércol (Patterson *et al.*, 1981).

ENCYRTIDAE

Los encírtidos parasitan escamas, piojos harinosos y los huevos o larvas de diversos Blattaria, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera, arañas y garrapatas. Esta familia, junto con Aphelinidae, incluye la mitad de

los casos exitosos del control biológico clásico. Entre los géneros importantes en la familia están *Anagyrus*, *Apoanagyrus*, *Comperia*, *Hunterellus* y *Ooencyrtus*. El encírtido suramericano *Apoanagyrus* (antes *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis) controló al piojo harinoso invasor *Phenacoccus manihoti*, el cual devastaba cultivos de yuca en gran parte de África tropical (Neuenschwander *et al.*, 1989). *Anagyrus kamali* Moursi (Figura 3-5) controló al piojo harinoso rosado del hibisco *Maconellicoccus hirsutus* (Green] en el Caribe.



Figura 3-5. El encírtido *Anagyrus kamali* Moursi. (Fotografía cortesía de William Roltsch, California Department of Agriculture.)



Figura 3-6. El afelínido *Aphytis melinus* DeBach atacando la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

EULOPHIDAE

Esta familia es de gran importancia para el control biológico, atacando una amplia variedad de hospederos, incluyendo escamas, trips y especies de Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera. Algunas especies atacan minadores de hojas o insectos barrenadores de madera.

APHELINIDAE

Los miembros de esta familia son importantes parasitoides de escamas armadas, piojos harinosos, mosquitas blancas, áfidos, psílidos y huevos de diversos insectos. Los géneros de mayor importancia incluyen a *Aphelinus*, *Aphytis*, *Encarsia* y *Eretmocerus* (Rosen y DeBach, 1979). *Aphytis melinus* DeBach (Figura 3-6) controló la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) en cítricos. Viggiani (1984) revisó la ecología de los Aphelinidae. Algunas especies como *Encarsia formosa* Gahan y *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich son criadas masivamente para ser usadas contra moscas blancas en cultivos en invernadero.

TRICHOGRAMMATIDAE

Todos los tricogramátidos son parasitoides de huevos. Los nombres de las especies en la literatura anterior a los 1970s a menudo están incorrectos, debido a la dificultad para la identificación exacta de las especies sin herramientas basadas en el

ADN (Pinto y Stouthamer, 1994). Unas diez especies de *Trichogramma* han sido criadas extensamente en masa para liberaciones aumentativas contra lepidópteros plaga en maíz, algodón y otros cultivos (Figura 3-7).



Figura 3-7. El tricogramátido *Trichogramma pretiosum* Riley ovipositando en el huevo de *Helicoverpa zea* (Boddie). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 3-8. El mimárido *Gonatocerus ashmeadi* Girault. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

MYMARIDAE

Todos los mimáridos son parasitoides de huevos, y atacan especies de Hemiptera, Psocoptera, Coleoptera, Diptera y Orthoptera. La liberación de *Anaphes flavipes* (Förster) en los Estados Unidos ayudó a suprimir al escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopus* (L.) (Maltby *et al.*, 1971). *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Figura 3-8) controló a la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* Say en la Polinesia Francesa.

La superfamilia **Platygastroidea** incluye Scelionidae y Platygasteridae, las cuales son familias de interés en control biológico.

Scelionidae

Todas las especies de esta gran familia son parasitoides de huevos, y algunos como *Trissolcus basalis* (Wollaston), parasitoides de la chinche verde apestosa *N. viridula* (Jones, 1988), han sido usados en control biológico. Otros géneros importantes son *Telenomus* y *Scelio*.

La superfamilia Ichneumonoidea está compuesta por Ichneumonidae y Braconidae. La subfamilia Aphidiinae a veces es elevada a nivel de familia pero aquí se incluye en Braconidae.

ICHNEUMONIDAE

Los miembros de esta gran familia (Townes, 1969; Yu y Horstmann, 1997) parasitan muchos tipos diferentes de hospederos. Muchas especies tienen antenas largas y ovipositor largo los cuales son visibles todo el tiempo

pero en algunos grupos los ovipositores son cortos y no visibles. Las subfamilias más importantes pueden, en general, ser agrupadas por el tipo de hospedero (según Askew, 1971): ectoparasitoides de larvas o pupas de diversos órdenes en tejido vegetal (Pimplinae, p. ej., *Pimpla*); ectoparasitoides de larvas expuestas de lepidópteros y moscas sierra (Typhoninae, p. ej., *Phytodietus*); ectoparasitoides

de insectos en capullo – algunos son hiperparasitoides (Cryptinae, p. ej., *Gelis*); endoparasitoides de larvas de lepidópteros (Banchinae, p. ej., *Glypta*; Campopleginae, p. ej., *Diadegma*; Ophioninae, p. ej., *Ophion*); endoparasitoides de pupas de lepidópteros (Ichneumoninae, p. ej., *Ichneumon*); endoparasitoides de larvas de moscas sierra (Ctenopelmatinae, p. ej., *Perilissus*); y endoparasitoides de larvas de sírfidos (Diplazontinae, p. ej., *Diplazon*).

BRACONIDAE

Los braconidos han sido utilizados ampliamente en control biológico, especialmente contra áfidos, Lepidoptera, Coleoptera y Díptera. A menudo enpujan dentro de capullos sedosos, fuera del cuerpo de su hospedero; los Aphidiinae enpujan adentro de los pulgones momificados. Wharton (1993) discutió la ecología de Braconidae. *Aphidius colemani* Viereck se consigue comercialmente para controlar áfidos en invernaderos (Figura 3-9). La mayoría de los investigadores reconocen de 35 a 40 subfamilias. Las principales subfamilias y tipos de hospederos que atacan (según Askew, 1971 y Shaw y Huddleston, 1991) incluyen endoparasitoides de áfidos (Aphidiinae, p. ej., *Aphidius*, *Trioxys*) (para la biología de este grupo, ver Starý 1970); endoparasitoides de larvas de Lepidoptera y Coleoptera (Meteorinae, p. ej., *Meteorus*; Blacinae, p. ej., *Blacus*; Microgasterinae, p. ej., *Cotesia*, *Microplitis*; Rogadinae, p. ej., *Aleiodes*); endoparasitoides de escarabajos adultos o ninfas de Hemiptera (Euphorinae, p. ej., *Microctonus*); endoparasitoides huevo-larva de Lepidoptera (Cheloninae, p. ej., *Chelonus*); endoparasitoides huevo-larva y de larvas de Díptera Cyclorrhapha (Alysiinae, p. ej., *Dacnusia*; Opiinae, p. ej., *Opius*); y ectoparasitoides de larvas de lepidópteros y coleópteros en sitios ocultos (Braconinae, p. ej., *Bracon*; Doryctinae, p. ej., *Heterospilus*).

La superfamilia Chrysidoidea incluye siete familias. Los Bethyilidae son los más importantes para el control biológico, aunque varias especies de Dryinidae han sido liberadas contra plagas de cultivos y ornamentales.



Figura 3-9. El braconido *Aphidius colemani* Viereck. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

BETHYLIDAE

Los bethílidos atacan larvas de escarabajos y de Lepidoptera, a menudo en habitats confinados como en hojas enrolladas y debajo de la corteza. Las especies usadas como agentes de control biológico incluyen parasitoides de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Abraham *et al.*, 1990), y *Goniozus legneri* Gordh, la cual controla al pirálido *Amyelois transitella* (Walker) en huertas de almendros (*Prunus dulcis* [Miller] D.A. Webb var. *dulcis*) en California (EU) (Legner y Gordh, 1992).

La superfamilia Vespoidea incluye siete familias con miembros parasíticos: Tiphidae, Mutillidae, Scoliidae, Bradynobaenidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae y Sapygidae, de los cuales Tiphidae y Scoliidae son quizás los más importantes en proyectos de control biológico.

TIPHIIDAE

Los tífidos son parasitoides de larvas de escarabajos. Las especies de la subfamilia Tiphinae barrenan en el suelo y atacan larvas de escarabajos en celdas de tierra. *Tiphia popilliavora* Rohwer y *Tiphia vernalis* Rohwer fueron introducidas a los Estados Unidos contra el escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman. Los niveles de parasitismo fueron altos inicialmente pero después declinaron y ambos parasitoides ahora son escasos mientras que su hospedero todavía es abundante (King, 1931; Ladd and McCabe, 1966).

PARTE II: ECOLOGÍA DEL PARASITOIDE

Comparados con otros grupos de enemigos naturales, los parasitoides tienen un conjunto relativamente coherente de características distintivas, perteneciendo la mayoría al orden Himenóptera. Aún así, los 100,000 o más parasitoides conocidos son diversos en detalles de su biología (ver Askew, 1971; Doult *et al.*, 1976; Waage y Greathead, 1986; Godfray y Hassell, 1988; Godfray, 1994; Jervis y Kidd, 1996; y Hochberg y Ives, 2000). Los aspectos cruciales de la biología del parasitoide para el control biológico incluyen (1) encontrar hospederos, (2) reconocimiento y evaluación de los hospederos, (3) vencer las defensas del hospedero, (4) regular la fisiología del hospedero y (5) el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos.

HALLAZGO DE HOSPEDEROS

DESCRIPCIÓN

El hallazgo de hospederos por los parasitoides ha sido investigado intensamente y ahora es entendido a niveles de comportamiento y químico (Vinson, 1984; Tumlinson *et al.*, 1993; Kidd, 2005). Inicialmente, un parasitoide debe encontrar el habitat del hospedero (Vinson, 1981). A veces, el parasitoide simplemente emerge en el lugar adecuado y empieza a buscar hospederos. En otros casos, el parasitoide deja el habitat para buscar recursos como el néctar o emerge donde los hospederos han muerto. Los habitats del hospedero son encontrados usualmente detectando señales perceptibles a

cierta distancia, no por una búsqueda al azar. La visión juega posiblemente un papel importante en la localización del habitat, en el sentido más amplio (bosque vs pastizal, etc.) pero la localización del microhabitat (especie de planta que posiblemente tiene hospederos) es frecuentemente una respuesta a compuestos químicos volátiles como (1) los olores de plantas hospederas no infestadas, (2) los materiales (feromonas, heces) producidos por el hospedero o (3) los compuestos volátiles de las plantas inducidos y liberados en respuesta al ataque de un herbívoro. Los parasitoides pueden usar olores para localizar hospederos ya sea moviéndose a favor del viento al percibir el olor en el aire (**Figura 3-10**) o en superficies, siguiendo los gradientes de aumento del olor. En algunos casos, visiones y sonidos asociados con los hospederos pueden ser señales que atraen a los parasitoides. Por ejemplo, los taquínidos que atacan grillos escuchan literalmente el chirrido del grillo y vuelan hacia el sonido (Cade, 1975).

Después que los parasitoides encuentran plantas infestadas, localizan hospederos al detectar compuestos químicos no volátiles (**Figura 3-11**) y otras señales (escamas, otras partes del cuerpo) sobre la superficie de la planta (Lewis *et al.*, 1976; Vinson, 1984; van Alphen y Vet, 1986; Bell, 1990; Lewis y Martin, 1990; Vet and Dicke, 1992). Estos materiales son percibidos tocándolos con las antenas o con los tarsos de sus patas. Los parasitoides que atacan hospederos ocultos dentro de la madera, frutas o minas de hojas, detectan vibraciones. Los compuestos químicos asociados con la presencia del hospedero se llaman *kairomonas*. El descubrimiento de las kairomonas o de vibraciones del hospedero causa que los parasitoides adopten una “*búsqueda local intensificada*”, la cual consiste en detenerse y caminar en círculos, con lo que consiguen que el área local sea investigada más detalladamente. Para hospederos ocultos, la detección de vibraciones de los hospederos hace que el parasitoide se detenga donde las vibraciones son más fuertes e induce un aumento en el sondeo con el ovipositor.



Figura 3-10. Parasitoide volando hacia olores emitidos por una hoja de maíz dañada por una larva de Lepidoptera. (Fotografía cortesía de Ted Turlings, reimpressa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)



Figura 3-11. Parasitoide usando las antenas para detectar señales químicas en la mezcla de excremento y restos de tejido vegetal que ayudan a localizar a un hospedero potencial. (Fotografía cortesía de Joe Lewis, reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

ORIENTACIÓN A LARGA DISTANCIA

El habitat y el hallazgo del hospedero son partes de un grupo continuo de respuestas que ocurre en varias escalas espaciales. Para conveniencia de la discusión, se define orientación a larga distancia como el movimiento que depende de señales, como los olores volátiles, que son percibidas a una cierta distancia. El vuelo, por lo general, es el método de locomoción usado hacia la señal. En contraste, la orientación a corta distancia, para estos propósitos, se referirá al movimiento, a menudo caminando, que tiene lugar en superficies en las que las señales no volátiles son percibidas por el tacto, en lugar del olfato. Este sistema se ajusta exactamente para muchos enemigos naturales pero no para todos. Un mayor conocimiento acerca de qué olores o señales un parasitoide utiliza para la localización del hospedero, mejora el entendimiento de su ecología y facilita su manipulación para el control biológico.

HALLAZGO DE PLANTAS HOSPEDERAS NO INFESTADAS

La atracción a plantas hospederas no infestadas no es generalizada pero algunos parasitoides responden a olores de plantas no infestadas en olfatómetros (Elzen *et al.*, 1986; Martin *et al.*, 1990; Wickremasinghe y van Emden, 1992). *Leptopilina heterotoma* (Thompson), un parasitoide de larvas de moscas drosófilas en frutos podridos, responde a olores de levaduras que son comunes en materiales en descomposición (Dicke *et al.*, 1984).

LOCALIZACIÓN DIRECTA DE HOSPEDEROS

Algunos parasitoides son atraídos por feromonas sexuales o de agregación de otros insectos. El afelínido *Encarsia* (antes *Prospaltella*) *perniciosi* (Tower), por ejemplo, fue capturado en mayores números en trampas pegajosas cebadas con la feromona sintética de su hospedero *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) que en trampas sin la feromona (Rice and Jones, 1982). *Trichogramma pretiosum* Riley respondió a la feromona sexual de *Helicoverpa zea* (Boddie) en olfatómetros (Lewis *et al.*, 1982; Noldus *et al.*, 1990). Los sceliónidos *Telenomus busseolae* (Gahan) y *Telenomus isis* (Polaszek) fueron atraídos a hembras (que emitían feromonas) del barrenador del tallo rosado africano *Sesamia calamistis* Hampson (Fiaboe *et al.*, 2003). Los parasitoides taquínidos de adultos de la chinche verde apestosa (*N. viridula*) (Harris y Todd, 1980) y un sceliónido que ataca huevos de la chinche depredadora *Podisus maculiventris* (Say) (Aldrich *et al.*, 1984) fueron atraídos a la feromona de agregación de su hospedero. La atracción a olores específicos del hospedero, en lugar de a plantas hospederas afectadas, tiene una ventaja obvia para los parasitoides de huevos, los cuales podrían arribar después de que el huevo eclosionase si solamente fuera atraído a olores de plantas afectadas por larvas.

La visión y los sonidos también pueden atraer a los parasitoides. El taquínido *Ormia ochracea* (Bigot) voló y atacó grillos muertos colocados en parlantes que emitían sonidos de grillos (Cade, 1975) pero no a grillos muertos asociados con otros ruidos. El sarcófago *Colcondamyia auditrix* Shewell localiza chicharras *Okanagana rimosa* (Say) por su zumbido característico (Soper *et al.*, 1976).

ATRACCIÓN A PLANTAS INFESTADAS

Los parasitoides de insectos en estadios que se alimentan de plantas podrían ser atraídos a productos volátiles del hospedero como las feromonas, pero si éstas están asociadas a la reproducción y no a las larvas, podría inducir a los parasitoides larvales a arribar demasiado pronto. En teoría, las larvas o sus heces podrían emitir compuestos volátiles. Sin embargo, muchos estudios han demostrado que no son atractivos a distancia o sólo ligeramente. En la mayoría de los casos, los parasitoides larvales son atraídos por compuestos volátiles emitidos por plantas infestadas con insectos que se alimentan activamente (Nadel y van Alphen, 1987; McCall *et al.*, 1993). Muchas plantas responden a la alimentación de herbívoros, aumentando las emisiones de compuestos volátiles. Las emisiones son una mezcla de compuestos ya formados (“compuestos volátiles de hojas verdes”) y de otros compuestos sintetizados en respuesta específica a la alimentación del herbívoro (Paré y Tumlinson, 1996) (**Figura 3-12**). Las plantas son inducidas a sintetizar nuevos compuestos volátiles por la regurgitación de las larvas (“escupida”) en el tejido dañado (Potting *et al.*, 1995). Este mecanismo está diseminado ampliamente, encontrándose no sólo en parasitoides himenópteros que atacan insectos masticadores como las larvas de lepidópteros sino también en parasitoides de insectos chupadores como los piojos harinosos (Nadel y van Alphen, 1987) y pentatómidos (Morales *et al.*, 2005). Las moscas taquínidas tienen respuestas similares (Stireman, 2002) y aún los parasitoides de huevos a veces responden a señales del daño por alimentación (Morales *et al.*, 2005).

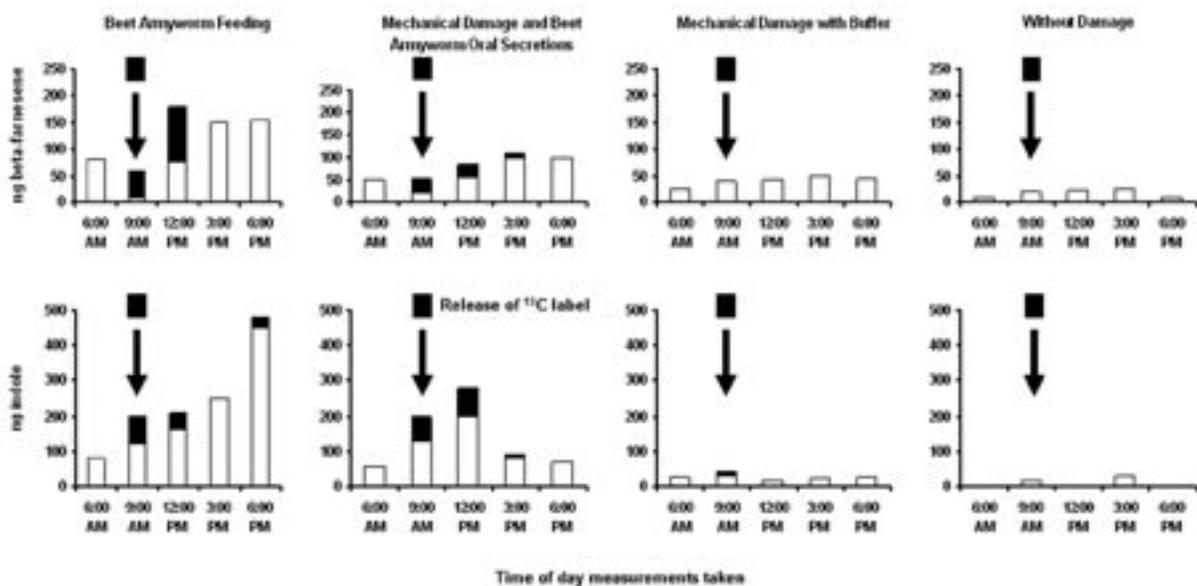


Figura 3-12. La alimentación por herbívoros induce la liberación de un rango más amplio y un aumento en la cantidad de compuestos volátiles, algunos de los cuales son el resultado de síntesis *de novo* estimulada por el ataque del herbívoro. Aquí, la síntesis *de novo* es demostrada por la liberación de compuestos incorporados a una etiqueta C^{15} (barras negras), introducida en el vaso de reacción al inicio del ataque del herbívoro (flecha). (Redibujado con permiso de Paré and Tumlinson [1996]: *Florida Entomologist* 79: 93-103)

Los atrayentes volátiles son emitidos no solamente desde las partes infestadas de las plantas sino también desde las no infestadas debido a una respuesta sistémica (Potting *et al.*, 1995) y aún desde partes de plantas no infestadas adyacentes a las infestadas (Choh *et al.*, 2004). El ácido jasmónico es un compuesto clave que influye en señalar la ruta entre las plantas y los enemigos naturales (Lou *et al.*, 2005). La aplicación artificial de compuestos inductivos o de compuestos directamente atractivos tiene el potencial de conducir a los enemigos naturales dentro de los campos de cultivo (James, 2005).

Los parasitoides también responden a compuestos volátiles de organismos asociados con sus hospederos o sus habitats (Dicke, 1988). Por ejemplo, un hongo asociado con larvas de moscas tefritidas en frutas produce acetaldehído, el cual atrae a *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead (Himen.: Braconidae) (Greany *et al.*, 1977). Similarmente, *Ibalia leucospoides* (Himen.: Ibalidae) (Hockenwarth) responde a olores del hongo digestor de madera *Amylostereum* sp., el cual es un simbionte de su hospedero, la avispa de la madera *Sirex noctilio* (Fabricius) (Himen.: Siricidae) (Madden, 1968).

HALLAZGO DE HOSPEDEROS A CORTA DISTANCIA

Ya sobre la planta hospedera infestada, los parasitoides usan varios materiales vertidos por los hospederos o emitidos por las plantas infestadas (llamada kairomonas) para localizar a los hospederos. Tales materiales incluyen compuestos químicos encontrados en los sitios de alimentación, productos de desecho (excremento con tejido vegetal, mielecilla), partes del cuerpo (escamas, setas, exuvias) y secreciones (seda, secreciones de glándulas salivares o mandibulares, feromonas de marcaje). Las kairomonas que se encuentran en las plantas promueven el descubrimiento del hospedero al alterar la conducta del parasitoide, produciendo (1) la detención del parasitoide, (2) el seguimiento del rastro y/o (3) la búsqueda local intensificada.

DETENCIÓN DEL PARASITOIDE

Los parasitoides que cazan buscando hospederos ocultos, como los que están dentro de madera o frutas, pueden detenerse cuando entran en contacto con kairomonas en su superficie. La detención también ocurre en algunos parasitoides al detectar vibraciones de los hospederos (Vet y Bakker, 1985). El sondeo aumentado con el ovipositor sigue a la detención y ayuda a localizar al hospedero (Vinson, 1976; Vet y Bakker, 1985). *Leptopilina* sp., un parasitoide de la mosca del vinagre, busca hospederos dentro de frutas podridas u hongos, quedándose inmóvil sobre las estructuras infestadas para detectar el movimiento larval (Vet y Bakker, 1985). El braconido *Dapsilarthra rufiventris* (Nees), después de detectar una mina del hospedero (*Phytomyza ranunculi* Schrank), usa el sonido para localizar las larvas dentro de las minas (Sugimoto *et al.*, 1988).

SEGUIMIENTO DEL RASTRO

Las kairomonas depositadas en línea pueden evocar el seguimiento del rastro. El bethílido *Cephalonomia waterstoni* Gahan sigue los compuestos químicos que

escapan de las larvas de los escarabajos rojizos del grano, *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens), conforme se arrastran hacia los sitios donde enpupan (Howard and Flinn, 1990).

BÚSQUEDA LOCAL INTENSIFICADA

Las conductas inducidas por kairomonas pueden causar que los parasitoides se muevan en la búsqueda en un área local completamente, permaneciendo más tiempo o limitando las áreas en las que buscan (**Figura 3-13**). Estos comportamientos aumentan el número de parasitoides en un sitio con hospederos y el tiempo promedio que pasan allí (Prokopy y Webster, 1978; Vet, 1985; Nealis, 1986).

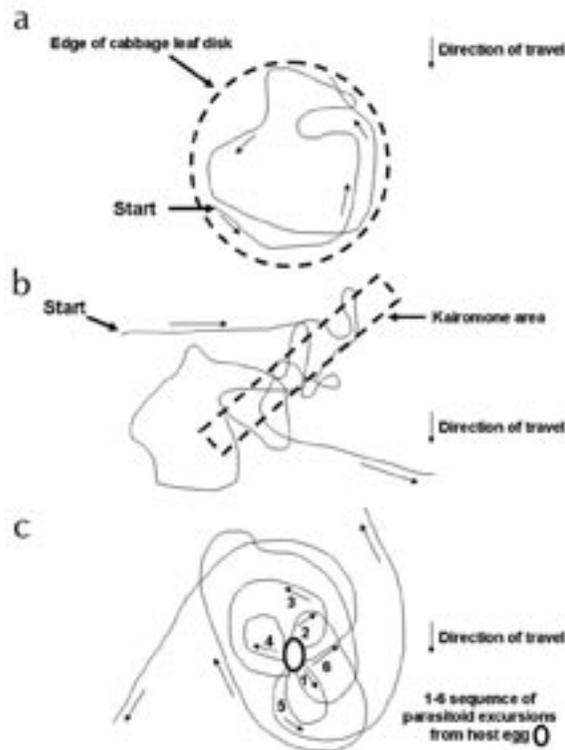


Figura 3-13. Rastros de búsqueda de una avispa *Trichogramma* bajo tres circunstancias diferentes: (a) sin kairomona, la ruta caminada está diseminada por toda la superficie de la hoja; (b) con kairomona aplicada en una área rectangular, la ruta de búsqueda se voltea en sí misma, concentrándose en el área tratada con kairomona; y (c) cuando es detectado un huevo hospedero, las rutas de búsqueda se enfocan directamente alrededor del huevo pero las salidas desde el huevo ocurren en direcciones al azar (los números 1-6 representan 6 eventos de salida). (Redibujado con permiso de Gardener y van Lenteren, 1986: *Oecologia* 68: 265-270.)

El daño por alimentación en el hospedero causa que el braconido *Cotesia rubecula* (Marshall) permanezca más tiempo en coles infestadas (Nealis, 1986). El eucóilido *Leptopilina clavipes* (Hartig) busca más tiempo en áreas tratadas con extractos de champiñones infestados con larvas del hospedero que en áreas no tratadas (Vet, 1985). El parasitoid *Utetes canaliculatus* (Gahan) (antes *Opius lectus* Gahan) permanece más tiempo en las manzanas y mueve más las antenas si la feromona de marcaje del hospedero está presente (Prokopy y Webster, 1978). La microcilada incrementa el tiempo que el parasitoid de áfidos *Ephedrus cerasicola* Starý pasa sobre las plantas (Hågvar and Hofsvang, 1989). Los parasitoides son mantenidos en una área más pequeña durante la búsqueda debido a varios comportamientos estimulados por las kairomonas, incluyendo la reducción de velocidad al caminar (Waage, 1978), en lugar de caminar en línea recta, los parasitoides caminan en círculos y frecuentemente retroceden (Waage, 1979; Loke y Ashley, 1984; Kainoh *et al.*, 1990) y un cambio de dirección (de reversa) en los límites de las kairomonas (Waage, 1978).

RECONCIMIEN TO Y EVALUACIÓN DEL HOSPEDERO

La “calidad” de los hospederos descubiertos debe ser evaluada antes de que sean escogidos para la oviposición. La calidad está determinada por la especie y el tamaño del hospedero (o estadio), la condición fisiológica y su condición de parasitismo. Las evaluaciones son afectadas por señales químicas internas y externas. Algunas respuestas son genéticamente innatas pero otras pueden ser modificadas por la experiencia reciente. Entendiendo los determinantes del reconocimiento del hospedero, ayuda a los científicos a escoger enemigos naturales altamente específicos para la introducción y reduce los riesgos no deseables.

La evaluación de la calidad del hospedero también aumenta la eficiencia de la colocación del huevo del parasitoide, permitiendo una progenie más grande y apta. En respuesta al tamaño del hospedero, los parasitoides pueden escoger depositar huevos de hembra o de macho. Colocar huevos de hembra en hospederos más grandes aumenta la aptitud de la progenie. La superparasitación generalmente es menos provechosa que utilizar un hospedero no parasitado, debido a una menor sobrevivencia de la descendencia. Pero si no existen mejores opciones, aún la baja recompensa al atacar hospederos parasitados puede ser valiosa.

RECONOCIMIENTO DE LA ESPECIE HOSPEDERA

¿Cómo sabe un parasitoide si el hospedero potencial puede ser parasitado con éxito? Cuando los parasitoides encuentran un prospecto de hospedero, algunas características generales como el tamaño del hospedero, la posición, forma y localización en el habitat, sugieren que el estadio encontrado podría ser un hospedero apropiado. El tamaño del huevo afecta la aceptación del hospedero por *Trichogramma minutum* Riley. Las hembras evalúan el tamaño del huevo detectando el ángulo entre el escapo y la cabeza mientras caminan sobre los huevos del hospedero (Schmidt y Smith, 1986, 1987). Otros parasitoides responden a la superficie química del hospedero. *Telenomus*



Figura 3-14. Hembras de *Aprostocetus hagenowii* (Ratzeburg) probando una bola de cristal tratada con oxalato de calcio y otros materiales de las glándulas del hospedero que sirven, junto con una superficie curva, para reconocer al hospedero. (Fotografía cortesía de Brad Vinson, reimpresa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

heliobidus Ashmead (Scelionidae) determina si los huevos podrían ser de *Heliothis virescens* (Fabricius) con las antenas y el ovipositor (Strand y Vinson, 1982, 1983a,b,c) (Figura 3-14). El tamborileo antenal sobre la superficie del huevo permite que las avispas detecten dos proteínas producidas por las glándulas accesorias de la polilla (Strand y Vinson, 1983c). Bolas de cristal cubiertas con estas proteínas estimulan intentos de oviposición (Strand y Vinson, 1983b). Cuando estas proteínas son colocadas en huevos de insectos no hospederos como *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) y *Phthorimaea operculella* Zeller, se induce la oviposición (Strand y Vinson, 1982b).

Otros ejemplos de este tipo incluyen (1) el uso del pegamento de la ooteca de la cucaracha de bandas cafés *Supella longipalpa* (Fabricius)

por su parasitoide específico de huevos *Comperia merceti* Compere (Van Driesche y Hulbert, 1984); (2) la respuesta de los parasitoides de escamas armadas afelínidos a los compuestos químicos de la cubierta cerosa del hospedero (Luck y Uygun, 1986; Takahashi *et al.*, 1990); (3) el reconocimiento por *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Braconidae) de las larvas de la polilla gitana, basado en los densos grupos de setas largas y en los compuestos químicos del integumento larval (Weseloh, 1974); (4) la estimulación de *Lemophagus pulcher* (Szepliget) (Ichneumonidae) por las cubiertas fecales del escarabajo de la hoja del lirio *Lilioceris lili* (Scopoli), aún cuando esté sobre hospederos no naturales o imitaciones (Schaffner y Müller, 2001).

Los parasitoides internos obtienen más información de su ovipositor cuando indagan antes de la oviposición. Estas señales son menos específicas (Kainoh *et al.*, 1989), consistiendo de aminoácidos, sales y trehalosa (Vinson, 1991), las cuales estimulan la oviposición y pueden proveer información acerca de parasitismo previo.

EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HOSPEDERO

Después de reconocer la especie y el estadio del hospedero, los parasitoides deben evaluar la calidad para determinar el número y el sexo de los huevos a depositar. El tamaño del hospedero (y los aspectos nutricionales asociados) y el parasitismo previo son importantes atributos de calidad.

TAMAÑO DEL HOSPEDERO

El tamaño significa diferentes cosas, dependiendo de si los hospederos crecen o no después del parasitismo. Algunos parasitoides atacan hospederos pequeños y les permiten crecer antes de matarlos, aumentando el recurso para su progenie. *Cotesia glomerata* (L.) oviposita en larvas de primer o segundo estadio pero las mata en el quinto estadio. La oviposición en larvas pequeñas de *Pieris* es ventajosa porque son menos aptas para encapsular huevos del parasitoide que los estadios posteriores (Van Driesche, 1988). Cuando los hospederos no crecen después de ser parasitados, el tamaño del hospedero puede ser evaluado para decidir el número y el sexo de los huevos a depositar. El parasitoide de piojos harinosos *Anagyrus indicus* Shafee *et al.*, por ejemplo, deja hasta tres huevos en adultos pero sólo uno en las ninfas de primer estadio (Nechols y Kikuchi, 1985). Los parasitoides de escamas típicamente ponen más huevos de machos en escamas pequeñas (ver más adelante). Los mecanismos para juzgar el tamaño varían con la especie de parasitoide y pueden depender de la experiencia anterior de parasitoides individuales.

PARASITISMO PREVIO

Cuando un parasitoide examina un hospedero, este debe determinar si está parasitado o no y decidir atacarlo o rechazarlo. El parasitismo pre-existente puede ser de miembros de la misma o de diferente especie. Cuando el parasitismo potencial repetido involucra a la misma especie (un proceso llamado *superparasitismo*), la detección frecuentemente conduce al rechazo rápido. El braconido *Orgilus lepidus* Muesebeck rechaza rápidamente a las larvas ya parasitadas de la polilla de la papa *P. operculella* (Greany y Oatman, 1972). Los parasitoides pueden, sin embargo,

obtener alguna ventaja del superparasitismo si los hospederos no parasitados son muy escasos o si el parasitoide tiene una carga de bastantes huevos. El rechazo es menos rutinario cuando el parasitismo repetido es entre diferentes especies (llamado *multiparasitismo*) pero depende más bien de la competitividad intrínseca del segundo parasitoide en relación con el primero. El rechazo ocurre en algunas combinaciones de especies (Bai y Mackauer, 1991) pero no en otras. Las especies altamente competitivas pueden tener pocas razones para rechazar hospederos parasitados previamente (Scholz y Höller, 1992).

En cualquier caso, las señales usadas para detectar el parasitismo incluyen marcas externas y cambios internos en la hemolinfa o en los tejidos del hospedero. Las marcas externas típicamente duran sólo unos pocos días. Por ejemplo, el sceliónido *Trissolcus euschisti* (Ashmead) marca los huevos del hospedero con un compuesto químico soluble en agua (Okuda y Yeorgan, 1988) y el braconido *Microplitis croceipes* (Cresson), un parasitoide de larvas, usa secreciones de su glándula alcalina (Vinson y Guillot, 1972). Si el superparasitismo ocurre, las larvas compiten. En algunos casos, cada una simplemente trata de crecer más que la otra, usando los recursos disponibles más rápidamente. En otras combinaciones, los parasitoides buscan eliminar a sus competidores con el ataque físico, usando las mandíbulas (Himenóptera), los ganchos bucales (Díptera) o por medios fisiológicos como la asfixia, venenos o enzimas citolíticas (Vinson y Iwantsch 1980).

SELECCIÓN DE LA PROPORCIÓN SEXUAL DE LA DESCENDENCIA

Muchos parasitoides himenópteros son *arrhenotokos*, 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 (**Figura 3-15**). Esto permite que los parasitoides pongan huevos de hembra en los mejores hospederos, reservando los huevos de macho para hospederos menos óptimos.

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) (**Figura 3-16**). Los hospederos 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 hospederos 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.

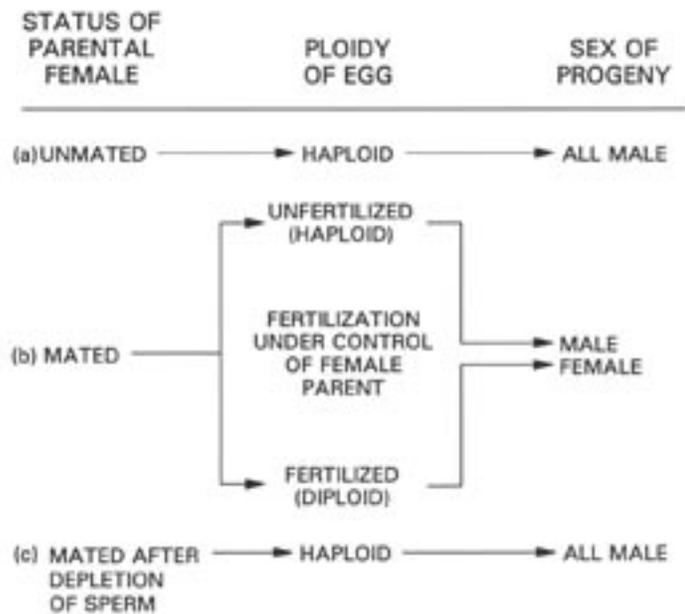


Figura 3-15. Himenópteros parasíticos: si las hembras no están apareadas (A) o están sin esperma (C), producen solamente descendencia haploide de machos; si el esperma está disponible en la espermateca (B), las hembras pueden controlar la fertilización para producir descendencia de hembras o machos, basadas en la evaluación del hospedero (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

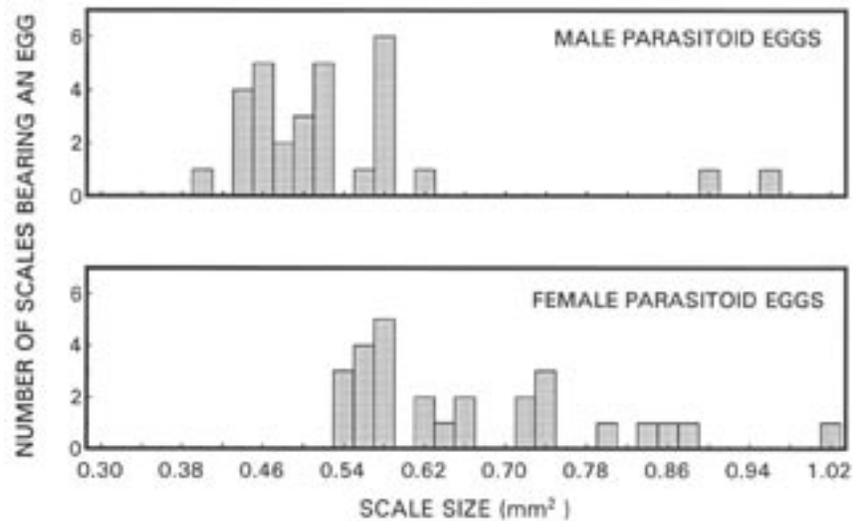


Figura 3-16. El sexo de los parasitoides (*Aphytis linganensis* Compere) criados de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) de diferentes tamaños, demuestra que los parasitoides ponen huevos de machos predominantemente en hospederos más pequeños y de hembras en los más grandes (según Opp y Luck, 1986). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

ACONDICIONAMIENTO Y APRENDIZAJE ASOCIATIVO

Los parasitoides aprenden y usan lo que aprenden para ayudarse a encontrar hospederos. El *acondicionamiento* y el *aprendizaje asociativo*, han sido ampliamente demostrados para los parasitoides. El acondicionamiento ocurre cuando la experiencia previa con un hospedero refuerza la respuesta hacia esa especie. El reforzamiento de una respuesta innata es ilustrado por *Brachymeria intermedia* (Nees), la cual en pruebas en el olfatómetro caminó más a menudo a favor del viento, se movió más rápido e investigó más frecuentemente en corrientes de aire con kairomonas de un hospedero previamente conocido (Cardé y Lee, 1989). La experiencia previa también puede influenciar la preferencia hacia un hospedero sobre otro. Muchos parasitoides adultos contactan las kairomonas del hospedero durante la emergencia. Si las preferencias de un parasitoide están débilmente determinadas genéticamente, el contacto con la especie hospedera de donde emergió o con sus productos puede reforzar la preferencia por esa especie. Consecuentemente, los parasitoides criados en hospederos alternantes pudieran funcionar menos contra la plaga a controlar (van Bergeijk *et al.*, 1989). Para los parasitoides especialistas cuyas preferencias de hospedero están fuertemente determinadas genéticamente, el acondicionamiento puede tener poco efecto.

El aprendizaje asociativo ocurre cuando la experiencia enlaza dos estímulos que se han experimentado juntos (Lewis *et al.*, 1991) (Figura 3-17). Los estímulos secundarios que a menudo son aprendidos en forma asociada con los hospederos, incluyen (1) forma, color u olor del habitat del hospedero (Wardle y Borden, 1989,

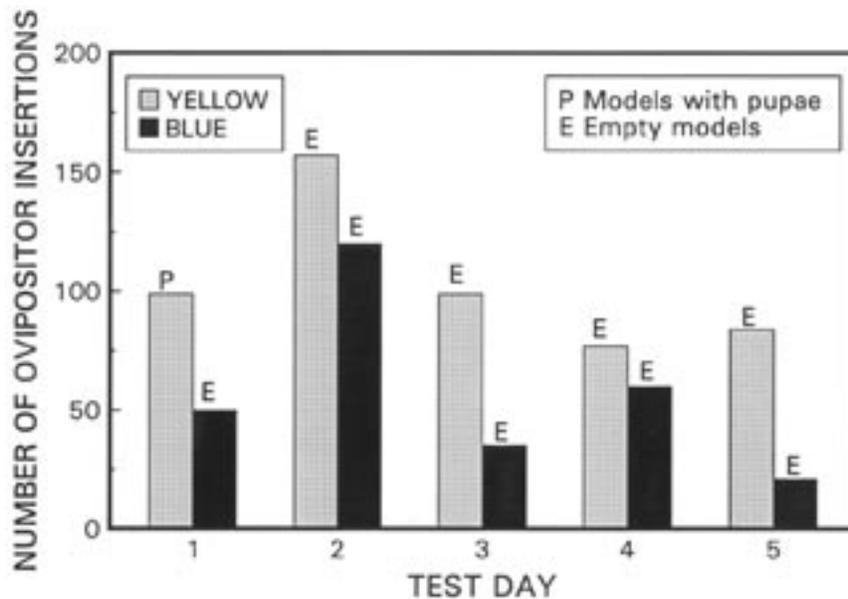


Figura 3-17. Las avispas *Pimpla instigator* Fabricius, acondicionadas a la presencia de hospederos dentro de modelos amarillos de capullos en el primer día, investigaron en los modelos amarillos más que en los azules por cuatro días adicionales, demostrando la persistencia del aprendizaje asociativo (según Schmidt *et al.*, 1993: *Journal of Insect Behavior* 6: 1-11). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

1990), (2) especie de planta habitada por el hospedero (Kester y Barbosa, 1992), (3) olores de las plantas hospederas infestadas (Lewis *et al.*, 1991) y (4) olores asociados con el néctar u otras fuentes de alimento (Lewis y Takasu, 1990).

Los parasitoides también pueden asociar simultáneamente dos o más señales, tales como olor y color, con los hospederos (Wäckers y Lewis, 1994). Las respuestas aprendidas cesan su efecto en la conducta del parasitoide después de pocos días (Papaj y Vet, 1990; Poolman Simons *et al.*, 1992), permitiéndoles ajustar continuamente su imagen de búsqueda hacia señales útiles recientes.

El aprendizaje tiene varias implicaciones prácticas para el control biológico. Establecer una nueva especie puede ser más fácil si los parasitoides son expuestos primero a la plaga en la planta hospedera. Similarmente, la exposición de enemigos naturales criados en masa a la plaga por controlar antes de la liberación, puede corregir cualquier pérdida de eficacia (Hérard *et al.*, 1988) al ser criados en un hospedero alternante (Matadha *et al.*, 2005). En el control biológico por conservación, reservorios distintos al cultivo son usados para producir parasitoides en hospederos alternantes de la vegetación en las orillas; estos esfuerzos pueden ser menos efectivos que los supuestos ya que los enemigos naturales son condicionados a preferir una planta no cultivada o al hospedero alternante.

DERROTA DE LAS DEFENSAS DEL HOSPEDERO

Para que una larva de parasitoide madure exitosamente en un hospedero, esta debe derrotar sus defensas. Los hospederos se defienden del parasitismo reduciendo la oportunidad de ser encontrados, resistiendo el ataque físicamente si son descubiertos y matando huevos o larvas del parasitoide si son atacados (Gross, 1993). Enseguida se presenta una discusión generalizada de estos procesos, con especial referencia a Lepidoptera y sus parasitoides.

REDUCCIÓN DE LA OPORTUNIDAD DE SER ENCONTRADO

Una forma en que los insectos reducen la proporción en que son descubiertos por los parasitoides, es disociándose ellos mismos de las kairomonas. Algunas larvas frecuentemente cambian de posición durante la alimentación o depositan el excremento lejos de los sitios de alimentación. Para los que se alimentan ocultamente (minadores de hojas, barrenadores, etc.), las vibraciones pueden ser una señal crítica que revela la localización del hospedero, por lo que la cesación periódica de la alimentación o del movimiento, pueden reducir su detección por los parasitoides.

Durante el período evolutivo, los herbívoros pudieron escapar de los parasitoides explotando nuevas plantas hospederas, un proceso llamado ocupación del “*espacio libre de enemigos*.” Este proceso debe cumplir con tres criterios (Berdegue *et al.*, 1996), los cuales son ilustrados por el cambio de la polilla de la papa (*P. operculella*) desde la papa hasta el tomate en Etiopía (Mulatu *et al.*, 2004). En primer lugar, el herbívoro debe estar limitado por enemigos naturales en la planta inicial (demostrado con una disminución en la mortalidad, en papa protegida por cajas). En segundo lugar, el impacto del enemigo natural debe ser reducido en la nueva planta hospedera (se demuestra con una menor mortalidad en tomate sin protección de cajas que en papas

sin protección de cajas). En tercer lugar, el nuevo hospedero no debe ser una ventaja nutricional (el tomate es un hospedero nutricionalmente inferior que la papa como se demuestra por la menor sobrevivencia en tomate en cajas que en papa en cajas).

PREVENCIÓN DEL ATAQUE SI ES ENCONTRADO

Algunos herbívoros montan una defensa química si son encontrados por un parasitoide (Pasteels *et al.*, 1983). Algunas especies rocían enérgicamente a sus atacantes con compuestos químicos nocivos. Otras concentran compuestos defensivos en sus tejidos externos y tienen un sabor repugnante. *Trogus pennator* (Fabricius) (Ichneumonidae) no parasita larvas de la mariposa *Battus philenor* (L.), aún cuando deja excremento atractivo, porque el integumento de la larva contiene ácidos aristolóquidos desagradables que fueron tomados de la planta hospedera (Sime, 2002).

Los insectos también pueden escapar del parasitismo al (1) poseer estructuras defensivas, (2) emplear conductas evasivas o agresivas o (3) usar hormigas o a sus padres como guardaespaldas (Gross, 1993).

Las estructuras defensivas pueden ser tan simples como agrupar huevos en un montón. Por ejemplo, el parasitismo de los huevos de la polilla gitana (*L. dispar*) por *Ooencyrtus kuwanae* (Howard) es mayor en masas pequeñas de huevos, presumiblemente porque una fracción mayor es físicamente accesible (Weseloh, 1972). Las cutículas más gruesas también pueden ser estructuras defensivas, por lo que es posible que contribuyan a la ausencia general de parasitismo en insectos adultos. Los braconidos euforinos son uno de los pocos grupos que atacan eficientemente insectos adultos y lo hacen ovipositando específicamente en regiones ligeramente esclerotizadas (Shaw, 1988).

El comportamiento también ayuda a los hospederos a evadir el parasitismo. Las ninfas más viejas de áfidos impiden parcialmente el parasitismo pateando al parasitoide (Gerling *et al.*, 1988). Las larvas de *Euphydryas phaeton* (Drury) (Nymphalidae) sacuden la cabeza para golpear a un lado al ichneumonido *Benjaminia euphydryadis* Viereck (Stamp, 1982). Las larvas de *Heliothis virescens* ensucian el cuerpo del braconido *Toxoneuron* (antes *Cardiochiles*) *nigriceps* (Viereck), embistiendo y vomitando (Hays y Vinson, 1971).

Los guardaespaldas pueden reducir el parasitismo. Las hormigas atienden grupos de escamas de cubierta suave, áfidos o piojos harinosos para obtener mielecilla, y reducen el parasitismo agrediendo e interrumpiendo las conductas del parasitoide (Gross, 1993). La larva de *Jalmenus evagoras* Schmiedeknecht, la cual se alimenta en árboles de acacia australianos, es a menudo menos parasitada en árboles con hormigas (Pierce *et al.* 1987). Este comportamiento de las hormigas puede ser un importante factor reduciendo el éxito de algunos programas de control biológico clásico. En algunos grupos (Hemiptera, Membracidae y Coleoptera), el cuidado maternal de las masas de huevos o de los grupos de ninfas protege a la descendencia de los parasitoides (Maeto y Kudo, 1992; Gross, 1993).

MATANDO PARASITOIDES INMADUROS DESPUÉS DEL ATAQUE

Los hospederos, aún después de que han sido descubiertos y parasitados, pueden estar preparados para destruir parasitoides inmaduros a través de la *encapsulación*, un proceso en el que las células sanguíneas se adhieren a los parasitoides inmaduros formando una cápsula a su alrededor. Las moléculas reactivas, tales como el peróxido de hidrógeno liberado dentro de la cápsula, matan al parasitoide (Nappi y Vass, 1998). Si mata todos los huevos, el hospedero sobrevive. Los parasitoides, sin embargo, tienen al menos dos estrategias para evitar la encapsulación: la evasión y las contramedidas.

LA ESTRATEGIA DE LA EVASIÓN

Los parasitoides externos evitan la encapsulación simplemente al desarrollarse externamente. El veneno paraliza al hospedero y evita que se descomponga, las larvas del parasitoide se alimentan externamente como depredadores (Askew y Shaw, 1986; Godfray, 1994). El parasitismo externo, sin embargo, está restringido principalmente a minadores de hojas o tallos, barrenadores, pupas en capullos o en los formadores de agallas, donde una estructura física mantiene juntos a los hospederos y a las larvas del parasitoide.

En contraste, el parasitismo interno permite el uso de hospederos que no se ocultan, como larvas de lepidópteros, áfidos o piojos harinosos. Además, el parasitismo interno de larvas o de ninfas permite a los hospederos crecer antes de la muerte. Los parasitoides internos se arriesgan a la encapsulación. Algunas especies evaden este peligro atacando el huevo del hospedero, el cual carece de sistema inmunológico, o insertando huevos en los ganglios, donde las células sanguíneas encapsuladoras no tienen acceso (Hinks, 1971; Godfray, 1994) (aunque esto no es una estrategia completa porque eventualmente deben dejar el ganglio para desarrollarse). Sin embargo, la mayoría de los parasitoides internos deben comprometerse fisiológicamente y vencer la encapsulación, usando una variedad de contramedidas.

LA ESTRATEGIA DE LAS CONTRAMEDIDAS

Los parasitoides internos de larvas, ninfas o de insectos adultos deben vencer el sistema inmunológico del hospedero. A diferencia de los mamíferos, el sistema inmunológico del insecto no tiene especificidad y no produce anticuerpos capaces de reconocer y de unirse a los antígenos específicos extraños. El sistema inmunológico del insecto tiene respuestas celulares y del suero pero la principal defensa contra los parasitoides es la encapsulación por células sanguíneas. Ésta es una respuesta coordinada de agregación, adhesión y aplanamiento de hemocitos, resultando en el aislamiento del parasitoide dentro de una cápsula celular, dentro de la cual los compuestos tóxicos reactivos son liberados y el parasitoide muere (Nappi, 1973; Nappi y Vass, 1998). La encapsulación es acompañada a veces por la deposición de un pigmento oscuro llamado melanina, un proceso que depende de la actividad de la fenoloxidasa. Los factores que afectan la fuerza y rapidez de la encapsulación (Vinson, 1990; Pathak, 1993; Ratcliffe, 1993) incluyen la edad del hospedero, la raza del hospedero y del parasitoide, el superparasitismo y la temperatura (Blumberg, 1997).

Aparte de la encapsulación como mecanismo de defensa del hospedero, las bacterias simbióticas, particularmente *Hamiltonella defensa*, pueden conferir resistencia al parasitismo en algunos áfidos (Oliver *et al.*, 2003, 2005).

Las contramedidas usadas por los parasitoides para vencer la encapsulación incluyen la elección del hospedero, saturación, polidnavirus, veneno, teratocitos y dispositivos anti-reconocimiento como las cubiertas especiales en los huevos. Los ejemplos incluyen:

- (1) Algunos parasitoides ovipositan en hospederos jóvenes, los que a menudo son menos efectivos en la encapsulación (Debolt, 1991).
- (2) Los parasitoides pueden depositar huevos supernumerarios en hospederos los cuales agotan el suplemento de células sanguíneas encapsuladoras (Blumberg y Luck, 1990), permitiendo que otros huevos sobrevivan.
- (3) Dos familias de avispas, Braconidae e Ichneumonidae, usan genes de virus (*Polydnaviridae* and *Braconviridae*) para desactivar la encapsulación por el hospedero. Estos virus son transmitidos a los hospederos en el fluido inyectado durante la oviposición (Stoltz y Vinson, 1979; Stoltz, 1993). Los genes virales, en algunos casos, destruyen los lamelocitos, uno de los hemocitos importantes en la encapsulación (Rizke y Rizki, 1990; Davies y Siva-Jothy, 1991). También ayudan a regular la fisiología y el desarrollo del hospedero para favorecer al parasitoide (Whitfield, 1990). Algunos investigadores sugieren que estos genes virales ya no son parte de una entidad independiente sino que ahora forman parte integral del genoma del parasitoide (Fleming y Summers, 1991; Federici, 1991). Adicionalmente, otro grupo de virus, la familia Reoviridae, ayuda a suprimir las defensas del hospedero (Renault *et al.*, 2005).
- (4) Los venenos (Moreau y Guillot, 2005) y otros materiales inyectados durante la oviposición pueden interferir con las rutas utilizadas para iniciar la encapsulación. *Leptopilina bouvardi* Barbotin *et al.* introduce sustancias en *Drosophila melanogaster* Meigen que estimulan al inhibidor de la proteinasa de la serina Serpin 27A, la cual regula negativamente a la fenoloxidasa. El refuerzo de Serpin 27A reduce los niveles de la fenoloxidasa, evitando la encapsulación eficiente (Nappi *et al.*, 2005). Los venenos también participan en la supresión de la encapsulación en algunos sistemas hospedero/parasitoide, inhibiendo la dispersión física de los hemocitos sobre la superficie del huevo del parasitoide o, en otros casos, matando directamente dichas células (Zhang *et al.*, 2004).
- (5) Los teratocitos son células gigantes, a menudo derivadas de las membranas serosas de los huevos del parasitoide, las cuales tienen varias funciones que promueven el parasitismo exitoso. Éstas incluyen el proveer nutrición a los parasitoides en desarrollo (Qin *et al.*, 1999) y también reducir la encapsulación por la inhibición de la actividad de la fenoloxidasa (Bell *et al.*, 2004).

- (6) Algunos taquínidos evaden la encapsulación con el rompimiento físico de la cápsula en desarrollo.
- (7) Los huevos de algunos parasitoides himenópteros tienen cubiertas en la superficie del huevo que no son reconocidas por el sistema inmune del hospedero.

Seguramente se encontrarán otras defensas al estudiar más especies.

REGULACIÓN DE LA FISIOLOGÍA DEL HOSPEDERO

Los parasitoides internos exitosos, además de vencer las defensas de los hospederos, deben regularlos positivamente para obtener máximos recursos y otras ventajas (Lawrence y Lanzrein, 1993; Beckage y Gelman, 2004). La regulación puede incluir la manipulación de la muda, alimentación, reproducción o del movimiento. El parasitismo puede alargar el estadio que se alimenta, inducir estadios larvales adicionales o la metamorfosis precoz, bloquear la muda (Jones, 1985; Lawrence y Lanzrein, 1993) o inducir o romper la diapausa del hospedero (Moore, 1989). La regulación de la fisiología del hospedero por el parasitoide puede ayudar a (1) coordinar los ciclos de vida estacionales del hospedero y el parasitoide, (2) corregir el tiempo de desarrollo del parasitoide, (3) colocar hospederos en el estadio necesario para el crecimiento del parasitoide y (4) reubicar nutrientes del huevo del hospedero en desarrollo para el crecimiento del parasitoide.

Algunos parasitoides usan las señales de la diapausa del hospedero para regular su propio estado (Schoonhoven, 1962), de tal manera que emergen cuando los hospederos están en estados adecuados para la oviposición. Cuando el taquínido *Carcelia* sp. se desarrolla en una especie univoltina entra en diapausa, pero cuando el mismo parasitoide se desarrolla en una especie bivoltina continúa su desarrollo, tiene otra generación y entra en diapausa con su hospedero, al final de la segunda generación (Klomp, 1958). El éxito de los parasitoides introducidos a nuevas regiones para control biológico puede ser afectado por el grado de sincronía entre parasitoide y hospedero. A su vez, esta sincronía es afectada por la fenología de la diapausa de cada especie y la relación de uno con otro. En Australia, la sincronía de los taquínidos adultos (*T. giacomellii*) con sus pentatómidos hospederos (*N. viridula*) es imperfecta a causa de tales complejidades, afectando los resultados de este proyecto de control biológico (Coombs, 2004).

En otros casos los parasitoides, en lugar de reaccionar pasivamente, reaccionan a las condiciones de los hospederos, controlándolos activamente. El parasitoide gregario *Copidosoma truncatellum* (Dalman), por ejemplo, ocasiona que su hospedero *Trichoplusia ni* (Hübner) experimente una muda larval adicional (Jones *et al.*, 1982), alargando su período de alimentación y aumentando los recursos para la progenie del parasitoide. Otro parasitoide, *Chelonus* sp., causa que *T. ni* inicie prematuramente la metamorfosis. Las larvas parasitadas tejen capullos pero no enpupan (Jones, 1985). Esto asegura que la estructura protectora del capullo sirva al parasitoide en desarrollo, antes de la muerte del hospedero.

El parasitismo también puede suprimir la maduración del huevo en algunas especies parcial o completamente, como en el caso del parasitismo de *Anasa tristis* (De Geer)

por *Trichopoda pennipes* Fabricius (Beard, 1940; Beckage, 1985). Se cree que este efecto beneficia al parasitoide, poniendo nutrientes disponibles que de otra forma serían utilizados por los ovocitos en desarrollo (Hurd, 1993). La supresión de la reproducción del hospedero puede aumentar la eficacia de un agente de control biológico, terminando la ovipostura aún antes de causar la muerte del hospedero (Van Driesche y Gyrisco, 1979).

TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Las áreas locales donde se han descubierto y atacado hospederos (“áreas con hospederos”), eventualmente deben ser abandonadas para que el parasitoide pueda buscar nuevas áreas. El saber cuándo dejar un lugar de ese tipo es parte importante de la biología del parasitoide. Podría parecer que un parasitoide permanecería en una planta (o en otra “área con hospederos”) hasta que todos los hospederos hayan sido encontrados. Pero esto se vuelve ineficiente si otras áreas favorables están por ser descubiertas. El estudio de cómo evalúan los animales las áreas con recursos y deciden cuándo dejarlas se llama *forrajeo óptimo*. Las conductas de forrajeo de muchos grupos animales ha sido investigada (MacArthur y Pianka, 1966; Vet *et al.*, 1991). En el período 1960-1990 se llevó a cabo investigación extensiva para determinar las reglas, señales y procesos que gobiernan el forrajeo de los parasitoides (Godfray, 1994; van Alphen and Jervis, 1996). Aquí se presenta un resumen de factores que afectan a los parasitoides después de que han empezado a intensificar la búsqueda local en un área con hospederos. En algún punto, la búsqueda intensificada termina. Podría terminar cuando los parasitoides agotan sus huevos disponibles y se alejan para buscar néctar u otros alimentos para reponer el almacenamiento de energía. También los organismos pueden abandonar las áreas con hospederos teniendo todavía huevos por depositar. ¿Por qué pasa esto? ¿Qué determinaciones hace el parasitoide acerca del área con hospederos y qué estímulos son encontrados que establecen su conducta?

MODELOS SIMPLES DEL COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO

Históricamente, se propusieron tres reglas para describir cuándo los forrajeadores deberían abandonar un área con hospederos (van Alphen y Vet, 1986): expectativa de números (Krebs, 1973), expectativa de tiempo (Gibb, 1962) y tiempo de resignación (Hassell y May, 1974; Murdoch y Oaten, 1975). Los forrajeadores que cazan con la expectativa de encontrar un *número fijo* de hospederos, deberían dejar el lugar después de que ese número haya sido encontrado aunque haya o no hospederos adicionales disponibles. Strand y Vinson (1982), por ejemplo, encontraron que *T. nigriceps* siempre abandona el follaje del tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) después de atacar a una larva hospedera. Esto funcionó porque los hospederos eran solitarios y entonces cada área tenía al menos un hospedero. Sin embargo, esta estrategia por sí misma no proporciona un mecanismo para abandonar áreas sin hospederos, por lo que factores adicionales deben afectar también el comportamiento del parasitoide. Los forrajeadores que cazan con una expectativa de *tiempo fijo*, dejarían las áreas con hospederos después de haber terminado el tiempo aunque hayan sido encontrados hospederos o no, o aunque hospederos adicionales queden sin descubrir. Tal estrategia explicaría los patrones de parasitismo inversamente dependientes de la densidad

que se ven a menudo en la naturaleza. Alternativamente, los forrajeadores que cazan con un *tiempo fijo de resignación*, abandonarían un sitio después de que el tiempo programado ha terminado, sin encontrar un hospedero adecuado. Una última modificación sería que si los hospederos fueran encontrados, el reloj podría ser reprogramado y el lugar sería abandonado solamente cuando nuevos hospederos no pudiesen ser encontrados durante el período reprogramado. Si cualquiera de estos modelos o algunos más complicados, describen cómo forrajea busca un parasitoide realmente, estos deben ser determinados a partir de observaciones en la naturaleza. Pero primero hay que preguntarse acerca de los tipos de señales que un parasitoide puede encontrar que causara un cambio en su comportamiento en un área con hospederos.

FACTORES QUE AFECTAN EL TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Al menos nueve factores afectan el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos (van Alphen y Jervis, 1996): (1) los contactos previos del parasitoide con el hospedero, (2) su carga de huevos, (3) la concentración de kairomonas del hospedero en el lugar, (4) los encuentros con hospederos no parasitados, (5) los encuentros con hospederos parasitados, (6) la oportunidad de los encuentros, (7) los encuentros con marcas de otros parasitoides, (8) los encuentros con otros parasitoides individuales y (9) el superparasitismo.

No es posible determinar definitivamente que cada factor tiene un impacto positivo o negativo en el tiempo de residencia de un parasitoide en una área con hospederos, debido a que la influencia de un factor puede diferir dentro y entre las especies de parasitoides, y puede depender de la experiencia previa o de circunstancias actuales del individuo. Sin embargo, algunas generalidades pueden ser reconocidas. En la siguiente sección, una influencia “positiva” es la que puede aumentar el tiempo en el sitio y una “negativa” es la que puede disminuir el tiempo en el sitio.

(1) CONTACTOS PREVIOS CON LA MISMA ESPECIE DE HOSPEDERO (INFLUENCIA POSITIVA)

Es más probable que los parasitoides que han tenido contacto previo con un hospedero dado reaccionen más fuertemente (a través del acondicionamiento) a un área que contiene al mismo hospedero. Esto puede prolongar el tiempo que pasen en el lugar. Van Alphen y van Harsel (1982) demostraron que el tiempo de forrajeo de *Asobara tabida* Nees aumentó cuando se le presentó una especie hospedera con la cual había sido condicionada 24 horas antes.

(2) CARGA DE HUEVOS (POSITIVA EN ALTOS NIVELES)

El número de huevos maduros que un parasitoide tiene en un momento dado influye en su tendencia a la búsqueda de hospederos (Minkenberg *et al.*, 1992). Al descubrir un área con hospederos, un parasitoide empieza a ovipositar, disminuyendo los huevos disponibles. Eventualmente, cargas menores de huevos permiten a los parasitoides ser afectados más fuertemente por las demandas de competencia, tales como el deseo de reponer nutrientes almacenados por la alimentación. Para

el afelínido *A. lingnanensis*, las hembras con pocos huevos los depositaron en pequeños grupos (Rosenheim y Rosen, 1991).

(3) CONCENTRACIÓN DE KAIROMONAS EN EL SITIO CON HOSPEDEROS (POSITIVA)

Cuanta más kairomona (que indica la presencia del hospedero) encuentra un parasitoide en un área, es posible que pase allí más tiempo. Waage (1978, 1979) encontró que el parasitoide *Venturia canescens* Gravenhorst pasó más tiempo en el lugar, en respuesta al incremento de kairomona dejada en el medio por las larvas de *Plodia interpunctella* (Hübner). Dicke *et al.* (1985) encontraron una respuesta similar del parasitoide *L. heterotoma* a la kairomona de su hospedero, aún cuando no hubiera hospederos presentes.

(4) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS NO PARASITADOS (POSITIVA)

El objetivo de la búsqueda del parasitoide es encontrar hospederos no parasitados. Por tanto, dichos encuentros, excepto en las especies solitarias con un solo individuo por sitio, aumentan el tiempo de búsqueda en el lugar, por ejemplo, *V. canescens* (Waage, 1979) y *A. tabida* (van Alphen y Galis, 1983).

(5) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS PARASITADOS (SE ASUME QUE ES NEGATIVA PERO PUEDE SER POSITIVA)

Estos encuentros generalmente disminuyen el tiempo que pasan los parasitoides en un sitio (p. ej., *V. canescens*, Waage, 1979; *L. heterotoma*, van Lenteren, 1991). Sin embargo, en algunas especies de parasitoides, el contacto con hospederos parasitados no tiene efecto negativo en el tiempo de búsqueda en las áreas con hospederos (*A. tabida*, van Alphen y Galis, 1983) y puede aún aumentar el tiempo de búsqueda si los hospederos parasitados tienen el potencial para ser superparasitados con éxito.

(6) LA OPORTUNIDAD DE LOS ENCUENTROS (INFLUENCIA VARIABLE)

El modelo de repartición del tiempo en el sitio con hospederos de Waage (1979) y de van Alphen y Jervis (1996) asume que los parasitoides tienen un cierto nivel de motivación en la búsqueda al encontrar un área con hospederos, basada en la experiencia previa y en la respuesta del parasitoide a las kairomonas presentes en el lugar. Esta motivación disminuye espontáneamente con el tiempo pero puede ser aumentada o disminuida con base en los factores encontrados en el sitio (ver la lista más arriba). Por tanto, la oportunidad exacta de tales encuentros es importante porque largos períodos entre estímulos positivos pueden conducir a que la motivación disminuya a niveles demasiado bajos para retener al parasitoide (Figura 3-18). En contraste, la misma secuencia de eventos, con diferentes oportunidades, podría producir un tiempo más largo de búsqueda.

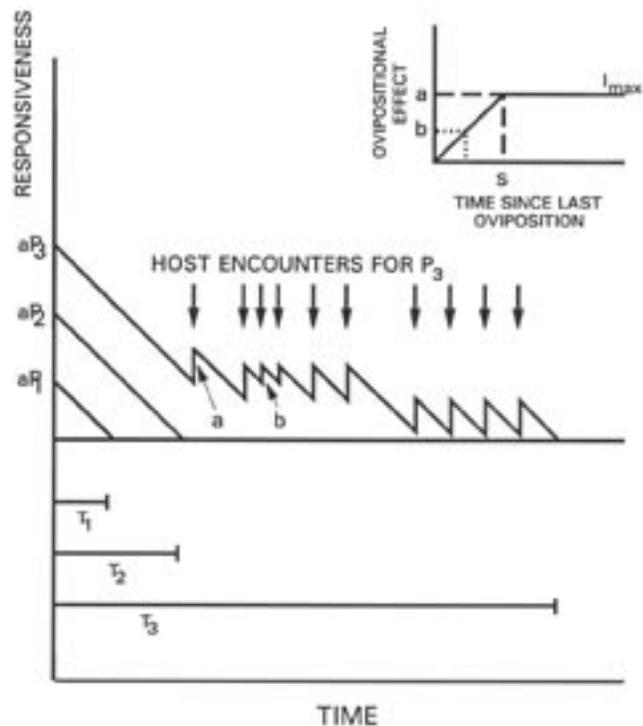


Figura 3-18. Los modelos de los tiempos de retención en áreas con hospederos para parasitoides forrajeando, incorporan una tendencia innata para detener la respuesta a las kairomonas del hospedero con el tiempo, junto con los cambios en el grado de respuesta a la kairomona, debido a los encuentros en el sitio. Los encuentros que conducen a la oviposición aumentan la retención mientras que los encuentros con los hospederos parasitados pueden disminuir la motivación (según Waage, 1979). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

(7) ENCUENTROS CON MARCAS DE PARASITOIDES DE LA MISMA ESPECIE (NEGATIVA).

Algunos parasitoides marcan las áreas con hospederos utilizadas con feromonas para reducir el tiempo de búsqueda de otras hembras (o de ellas mismas) que entren al sitio posteriormente (Price, 1970; Sheehan *et al.*, 1993)

(8) ENCUENTROS CON OTROS PARASITOIDES (NEGATIVA)

Los encuentros en áreas con hospederos con adultos de la misma especie pueden reducir el tiempo de forrajeo (Hassell, 1971; Beddington, 1975).

(9) USO DEL SUPERPARASITISMO (POSITIVA POTENCIAL)

El superparasitismo puede ocurrir cuando se encuentran hospederos ya parasitados, de tal manera que la influencia de los dos eventos es imposible de separar. Sin embargo, para las especies que son competitivas bajo condiciones de superparasitismo, el encontrar un hospedero previamente parasitado puede ser una influen-

cia positiva, particularmente cuando los períodos de tránsito a nuevas áreas sean largos o cuando los hospederos sean escasos (Waage, 1986; van Dijken y Waage, 1987; van Alphen, 1988).

MECANISMOS DE COMPORTAMIENTO QUE PRODUCEN PATRONES DE FORRAJEO

Los comportamientos que retienen a los parasitoides en un área con hospederos incluyen (1) cambiar la forma de caminar dando vueltas o en espiral (con una tendencia consistente a la izquierda o a la derecha) o en un patrón de zigzag (alternando vueltas a la izquierda y a la derecha), en lugar de un movimiento en línea recta, (2) moverse menos frecuentemente o por distancias más cortas en cada movimiento, (3) partir de cada fuente de recursos en el sitio en una dirección al azar, la cual puede ser ocasionada por dar la vuelta completamente varias veces en el recurso durante su explotación, y (4) retroceder a los límites del lugar, cuando se pierde el contacto con una kairomona ampliamente distribuida en el sitio.

Los comportamientos que conducen a los parasitoides a dejar un área con hospederos incluyen (1) el volver a caminar en línea recta, debido a la disminución de recursos que provocaron los patrones de dar vueltas, y (2) la falla en retornar cuando se llega a los bordes del sitio (donde se pierde el contacto con las kairomonas del lugar), debido al acostumbrarse a la kairomona.

ESTUDIOS DE CAMPO SOBRE FORRAJEO DEL ENEMIGO NATURAL

Los modelos y estudios de laboratorio sobre el forrajeo crean hipótesis acerca de cómo los parasitoides podrían forrajear. Sin embargo, se requieren estudios de campo para validar los modelos teóricos. Waage (1983) demostró la agregación del parasitoide *Diadegma* spp. en áreas con alta densidad de hospederos bajo condiciones de campo, la cual es una predicción de los modelos de forrajeo. Casas (1989), trabajando con el parasitoide del minador de la hoja de la manzana *Sympiesis sericeicornis* Nees, demostró que el parasitoide podía detectar las minas en las hojas mientras este volaba cerca pero tenía que aterrizar sobre la hoja para determinar si las minas contenían hospederos adecuados. Sheehan y Shelton (1989) encontraron que la avispa braconida *Diaeretiella rapae* (McIntosh) no descubrió más rápido las áreas grandes con plantas hospederas (col rizada, *Brassica oleraceae* L.) que las áreas pequeñas pero demoró más en dejar las áreas grandes. El número de parasitoides detenidos en un área con hospederos, por tanto, fue determinado por las decisiones de dejar el lugar, no por factores que afectaran el descubrimiento del área. Éstos y otros estudios (como el de Driessen y Hemerik [1992] sobre el tiempo y el número de huevos del parasitoide de la mosca del vinagre *L. clavipes*; la comparación de Völkl [1994] sobre la conducta de forrajeo de *Aphidius rosae* Haliday a diferentes escalas espaciales y el estudio de Heimpel *et al.* [1996] sobre las interacciones entre la limitación del huevo y la calidad del hospedero sobre la conducta dinámica de un parasitoide) permiten ahora comparaciones entre los comportamientos de algunos parasitoides en particular en laboratorio y campo. Trabajos adicionales refinarán el entendimiento del forrajeo de los parasitoides (Casas *et al.*, 2004) pero los componentes principales son comprendidos ahora.

En términos más amplios, el entendimiento de las decisiones de forrajeo de un parasitoide individual será conducido por factores genéticos (diferencias fijas entre individuos), el grado de plasticidad fenotípica en las especies (diferencias variables entre individuos que reflejan el aprendizaje y otras experiencias pasadas) y el estado fisiológico del individuo en el momento, con relación a sus necesidades de alimento, pareja u hospederos (Lewis y Martin, 1990, Lewis *et al.*, 1990; van Alphen y Jervis, 1996, Outreman *et al.*, 2005; Wang y Keller, 2005). Los análisis estadísticos, como los modelos de riesgos proporcionales, han sido utilizados para integrar los complejos factores que afectan las decisiones de partida (Burger *et al.*, 2006).