UNIVERSIDAD VERACRUZANA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

Campus **Tuxpan**

Maestría en Ciencias del Ambiente

"Analisis sobre el parasitoidismo en insectos y estudio de caso entre *Blaesoxipha alcedo* (Diptera: Sarcophagidae: Sarcophaginae) y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)"

Que para obtener el título de

MAESTRA EN CIENCIAS DEL AMBIENTE

P R E S E N T A:

Biol. Laura Gallegos Robles

Director:

Dra. Maribel Ortiz Dominguez

Co-director:

Dr. Mario E. Favila Castillo

Tuxpan, Ver. 2016

El presente trabajo de intervención titulado: **"Análisis sobre el parasitoidismo en insectos y estudio de caso entre *Blaesoxipha alcedo* (Diptera: Sarcophagidae: Sarcophaginae) y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)"** realizada por la C. Biol. Laura Gallegos Robles, bajo la dirección de la DRA. MARIBEL ORTIZ DOMINGUEZ y asesoría del consejo particular del DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO ha sido revisado y aprobado como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS DEL AMBIENTE

DRA. MARIBEL ORTIZ DOMINGUEZ

DIRECTOR

DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO

CODIRECTOR

Tuxpan de Rodríguez Cano, Ver febrero 2015

Universidad Veracruzana

UNIVERSIDAD VERACRUZANA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

MAESTRIA EN CIENCIAS DEL AMBIENTE

Revisión del trabajo de intervención de la alumna: Biol. Laura Gallegos Robles.

NOMBRE	FECHA	DICTAMEN	FIRMA
Ivette A. Chamorro Florescano	27/01/2016	Aprobado	
Blanca Esther Raya Cruz	27/01/2016	Aprobado	
Julio César González Cárdenas	27/01/2016	Aprobado	

En la presente revisión se acordó que el trabajo de intervención denominado **"Análisis sobre el parasitoidismo en insectos y estudio de caso entre *Blaesoxipha alcedo* (Diptera Sarcophagidae: Sarcophaginae) y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)"** que presenta la sustentante para obtener el Título de Maestra, está terminado por lo que puede proceder a su inmediata impresión.

AGRADECIMIENTOS

*A **Dios** por acompañarme y ser la luz que guía mi camino, gracias por cada instante de vida.*

A todas las personas que influyeron directa e indirectamente en la realización de este proyecto.

*Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACYT), por otorgar la beca 491176 para el curso del posgrado.*

Al proyecto financiado por CONACYT (No: 168373): Ecología Química de los escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeinae: Scarabaeini): Etapa II.

*Al Dr. **Mario Enrique Favila Castillo**, por compartir su conocimiento, por su apoyo, confianza, esfuerzo y cooperación para la realización de este proyecto. Muchísimas gracias.*

A la Dra. ***Maribel Ortiz Domínguez****, por haberme enseñado muchas cosas de los insectos y del quehacer de un biólogo. Por permitirme trabajar con ella y haber abierto sus puertas siempre con total generosidad. Muchas gracias.*

A la Dra. ***Ivette A. Chamorro Florescano,*** *por su ayuda, apoyo, confianza y tan linda amistad para la realización de este proyecto. Muchas gracias.*

A la ***comisión revisora****, por todas sus sugerencias y correcciones acertadas.*

A mi ***mamá*** *y* ***Adrian*** *que siempre me apoyaron y me levantaron en los momentos más difíciles de estos últimos tiempos. Solo puedo decir gracias y decir que si llegue hasta acá fue por su continuo aliento. Gracias. Los* ***AMO INFINITAMENTE.***

A Guillermina, Daniel y Francisco que hicieron de este último y tormentoso tiempo algo muy alegre.

Por último pero no menos importante, a mis lindos y hermosos ***BICHOS****, sin ustedes esto no hubiese sido posible.*

DEDICATORIA

A LEONARDO

Muchas gracias por la espera y por ser mi ***HERMOSO*** *y* ***PEQUEÑO*** *compañero de aventuras. Esto fue inspirado en ti.*

Bendito el día que llegaste a mi vida para llenarla de amor y felicidad.

Te AMO infinitamente

...A eso de fijarte una meta y tener que seguir otra, a enfrentar una prueba y no poder evadirla, a planear un vuelo y tener que recortarlo, a aspirar y no poder, a querer y no saber, a avanzar y no llegar, a eso no le llames adversidad, llámale

E N S E Ñ A N Z A (...)

José Segovia

RESUMEN

Los insectos en su hábitat viven en contacto con una variedad de estímulos de diferente modalidad que tienen influencia sobre su comportamiento. La búsqueda de alimento es una actividad de suma importancia donde el esfuerzo se concentra en encontrar los alimentos con el mayor retorno energético y el menor riesgo. Los parasitoides son insectos que necesitan de los hospedadores para alimentarse y es por esto que la búsqueda de hospederos en este caso es considerada como una búsqueda de alimento. *Blaesoxipha alcedo* pertenece a la subfamilia Sarcophaginae y es un parasitoide solitario de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte de la familia Scarabaeidae. En esta tesis se estudiaron aspectos sobre la biología básica de *Blaesoxipha alcedo* (Diptera: Sarcophaginae), parasitoide del escarabajo necrófago, para la descripción morfológica y la obtención de imágenes mediante microscopia electrónica de barrido (MEB) se tomaron muestras por cada etapa y estadio de desarrollo del parasitoide, los resultados muestran que la mayor incidencia de parasitismo en el norte de Veracruz fue en la localidad de Ojite con 28 individuos parasitados, asimismo, los escarabajos parasitados (100%) mostraron un comportamiento no cooperativo frente a los escarabajos de sexo contrario no parasitados emergidos en condiciones de laboratorio ($P<<0.0001$), de acuerdo al tipo de parasitoidismo y mecanismos de infestación de *Blaesoxipha alcedo* es un parasitoide que deposita larva, y se predice que puede ser depositada en el integumento del escarabajo, se señala que el parasitoide puede jugar un papel fundamental como regulador natural que puede regular poblaciones de escarabajos nocivos para el ambiente.

Palabras clave: Parasitoides, control biológico, Sarcophaginae, *Blaesoxipha alcedo*, parasitoide solitario, hospedero.

INDICE

AGRADECIMIENTO……iv
DEDICATORIA……..vi
RESUMEN……vii

I.- INTRODUCCIÓN.....1

II.- ANTECEDENTES.....5

2.1. Origen del parasitoidismo 5

2.2. Clasificación funcional que agrupa a los consumidores 5

2.3. Parasitoides.....7

2.4. Ciclo de vida de un parasitoide.....8

2.5. Grupos de insectos en que se presenta el parasitismo 8

2.6. Tipos de parasitoides.....10

2.7. Aspectos jerárquicos de parasitismo exitoso.....12

2.8. Mecanismo de infestación de himenopteros 17

2.9. Mecanismo de infestación en dípteros 19

2.10. Estrategias de parasitación.....26

2.10.1. *Parasitoides de huevo* 26
2.10.2. Parasitoides de larva 27
2.11. Ejemplos de los principales mecanismos de parasitación por Himenópteros, Dípteros y Coleopteros 27

2.11.1. Himenópteros 27
2.11.2. Dípteros.....31
2.11.3. Coleopteros 36
2.12. Control biológico 37

2.13. Insectos dañinos y benéficos 38

2.13.1. Orden Hymenoptera.....39
2.13.2. Orden Díptera 41
2.13.3. Orden Coleóptera.....43
2.13.4. Orden Neuroptera.....44
2.13.5. Orden Lepidoptera 44
2.13.6. Orden Trichoptera.....45
III.- OBJETIVOS 47

3.1. Objetivo general:.....47

3.2. Objetivos particulares:.....47

IV.- ÁREA DE ESTUDIO 48

4.1 Tuxpan 48

4.2 Tamiahua 49

4.3 Castillo de Teayo 50

4.4 Ojite 50

4.5 La Fe 50

V.- METODOLOGÍA 52

5.1. Colecta de escarabajos parasitados 52

5.2. Videograbaciones en campo para determinar el modo de infestación de *Blaesoxipha alcedo* sobre *C. cyanellus cyanellus* 52

5.3. Cría de *C. cyanellus cyanellus* en condiciones de laboratorio y efecto del parasitismo de *B. alcedo* en el reconocimiento sexual de *C. cyanellus Cyanellus* 53

5.4. Obtención de *B. alcedo* en condiciones de laboratorio 54

5.5. Obtención de larvas de *Blaesoxipha alcedo* y preparación para observación bajo microscopio electrónico de barrido (MEB) 55

5.6. Extracción de la terminalia de *Blaesoxipha alcedo* 55

5.7. Análisis de datos 56

VI.- RESULTADOS 58

6.1. Número de registro de parasitismo en el norte de Veracruz 58

6.2. Determinación del mecanismo de infestación por el parasitoide *Blaesoxipha alcedo* ha desarrollado para infestar el escarabajo rodador *Canthon cyanellus cyanellus* 59

6.3. Respuesta de aceptación de escarabajos parasitados 59

6.4. Datos biológicos de *Blaesoxipha alcedo* en laboratorio 61

6.5. Correlaciones de la biología básica de *B. alcedo* 62

6.6. Correlación de las variables peso y ancho de pupas de *B.alcedo* 63

6.7. Correlación de las variables peso y ancho de pupas de *B.alcedo* 64

6.8. Microscopia electrónica de barrido (MEB) de la larva de *B. alcedo* 66

6.9. Descripción morfológica del adulto de *Blaesoxipha alcedo* 71

VII.- DISCUSIÓN 75

VIII.- CONCLUSIÓN Y APLICACIÓN PRÁCTICA 81

IX.- BIBLIOGRAFIA 84

INDICE DE CUADROS

CUADRO 1. Características morfológicas y biológicas de los himenópteros y los dípteros parasitoides (Quicke, 1997)……...24

CUADRO 2. Tabla de frecuencias para individuos parasitados en relación a las pruebas conductuales efectuadas……...57

CUADRO 3. Tabla de contingencia que muestra el número de escarabajos parasitados y no parasitados que fueron aceptados y rechazados por sus compañeros de sexo contrario……58

INDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Adulto de *Mallophora ruficaudata*…….....*31*

FIGURA 2. Larva de *Cyclocephala signaticollis* Burmeister……...31

FIGURA 3. Localización del área de colecta de *Canthon cyanellus cyanellus* en diferentes localidades de la región Norte de Vercacruz.…**……**49

FIGURA 4. Incidencia de parasitismo de *Blaesixpha alcedo* …….55

FIGURA 5. Larva de tercer estadio eclosionando del cuerpo de *C.cyanellus cyanellus*……...*57*

FIGURA 6. Relación entre el peso de pupa con respecto a largo pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*…….....59

FIGURA 7. Relación entre el peso de pupa con respecto al ancho de pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*…….....60

FIGURA 8. Relación entre el ancho de pupa con respecto al largo de pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*…….....61

FIGURA 9. Peso larva de B. alcedo (□= 0.02963 ± 0.009159) con respecto al peso inicial de los escarabajos parasitados (□= 0.105194 ± 0.0225566) de C. *cyanellus cyanellus*…….....62

FIGURA 10. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*……...*63*

FIGURA 11. Larva de primer estadio de *Blaesoxipha alcedo* observado desde el MEB…64

FIGURA 12a. Segundo estadio larval de B. alceddo. Vista dorsal observada desde el MEB……65

FIGURA 12b. Segundo estadio larval de *B. alcedo*. Vista ventral de ganchos cefálicos observada desde el MEB…….65

FIGURA 13. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*. Pceudocefalo observado desde el MEB……66

FIGURA 14. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*. Vista abdominal observado desde el MEB…….....67

FIGURA 15. Adulto en vida libre de *Blaesoxipha alcedo*……..*69*

FIGURA 16. Vista lateral derecha terminalia del macho de *Blaesoxipha alcedo*. Escala 1 mm.....70

FIGURA 17. Vista ventral terminalia de la hembra de *Blaesoxipha alcedo*. Escala 1 mm……71

I.- INTRODUCCIÓN

Los parasitoides son insectos cuyo desarrollo larval se lleva a cabo en el cuerpo de otro artrópodo, usualmente insectos, conllevando a la muerte del huésped (Godfray, 1994). Presentan tres características a diferencia de los parásitos (Davies, 1991):

a) Únicamente se puede considerar que son parasíticos los estados larvarios del parasitoide, que además tienen adaptaciones típicas en su forma de vida. Los adultos no difieren de las especies de vida libre, salvo en su comportamiento de ovoposición.
b) La larva suele matar a su huésped, que en general es otra especie de insecto.
c) Es relativamente grande en relación al huésped.

Estos insectos de familias entomófagas entran al cuerpo de la víctima y viven dentro de ella, donde se alimentan de los tejidos no vitales, hasta que el parásito está completamente desarrollado. Para ese tiempo o poco después, el hospedero muere y el parásito completa su transformación en adulto, ya sea dentro o fuera del cuerpo muerto del hospedero (Metcalf y Mahtes, 1969).

Los parasitoides, en su mayoría, pertenecen al Orden Hymenoptera y Diptera. Existen cerca de 50,000 especies de parasitoides himenópteros (LaSalle y Gauld, 1991), 15,000 de dípteros y cerca de 3,000 especies de otros órdenes (Eggleton y Belshaw, 1992). Dentro de los dípteros parasitoides, destaca la familia

Sarcophagidae que comprende 2600 especies descritas en el mundo pertenecientes a tres subfamilias: Miltogramminae, Paramacronychiinae y Sarcophaginae, estas dos últimas conforman un grupo hermano (Pape, 1996).

La subfamilia Sarcophaginae es la más rica en especies y diversidad morfológica en la región Neotropical. Algunas hembras parasitan al huésped ovipositando en las heridas causadas por garrapatas, cortes u otras causas (Pape, 1996). *Blaesoxipha alcedo* pertenece a esta subfamilia y recientemente se ha encontrado que hasta el 50% de los ejemplares de *Canthon cyanellus cyanellus* colectados, en la región norte de Veracruz, están parasitados por esta especie y la mortalidad de los escarabajos parasitados por *Blaesoxipha alcedo* es de más del 50% (Ortiz-Domínguez y Favila, 2014).

C*anthon cyanellus cyanellus* LeConte 1859 es un escarabajo rodador necrófago que se distribuye a lo largo de los bosques tropicales de América. Se reproduce en la temporada de lluvias, en los meses de mayo a septiembre (Halffter *et al.*,1983; Favila, 2001). De acuerdo a Halffter (1977), el comportamiento más importante de *C. cyanellus cyanellus* durante la nidificación es la formación de un nido múltiple, con varias bolas nido y el cuidado de los padres a las crías, clasificándolo como subsocial. Al igual que todos los Scarabaeinae, son clave en los ecosistemas tropicales ya que desempeñan un papel importante en la reincorporación de materia orgánica al suelo.

Canthon cyanellus cyanellus es una especie ampliamente estudiada en muchos aspectos, tanto en su entorno natural como en condiciones de laboratorio por

varias décadas (Belles y Favila, 1983; Favila, 1997, 2001, 2005, 2012). Cuando un macho y una hembra sexualmente maduros se encuentran, generalmente en la fuente de alimentación (cadáveres de vertebrados pequeños), cooperan en el corte y rodaje de una bola de alimento para la nidificación. Las hembras que nidifican con un macho, generalmente están previamente copuladas por otros macho (Favila, 2001; Favila, 2005). En el nido, el macho copula con la hembra varias veces antes de que empiecen a construir sus bolas nido y previo a la formación de las siguientes bolas nido, como un mecanismo para evitar competencia espermática, lo que le permite al último macho asegurar su paternidad (Favila *et al*., 2005).

De esta forma, durante la construcción de las bolas nido por parte de la hembra, el macho permanece en junto a ella, asegurando su paternidad y evitando que las bolas nido se infesten de hongos y bacterias (Cortes y Favila, 2007; Favila, 2012). En cada bola nido construida por la hembra, es depositado un huevo y la hembra permanece en el nido hasta la emergencia de las crías, aproximadamente 30 días después de que ha depositado el huevo en la bola nido (Favila, 1993, 2001). Cuando los escarabajos son inmaduros, los individuos de sexo contrario no se aceptan y combaten por el alimento como si fueran del mismo sexo o de especie diferente, por lo que en esa etapa de su vida siempre ruedan en forma individual (Favila, 1988).

Ortiz-Domínguez y Favila (2014) encontraron que el comportamiento sexual de machos y hembras adultos maduros de *C. c. cyanellus* se modifica cuando están

parasitados por *Blaesoxipha alcedo*. Un individuo maduro parasitado no acepta rodar en forma conjunta con otro de sexo contrario, como normalmente lo haría. En lugar de tener el comportamiento cooperativo, típico de los adultos reproductores, combaten por el alimento con individuos maduros de sexo contrario como si fueran escarabajos inmaduros. Esto nos habla de una posible castración por parte del parasitoide hacia el escarabajo como ha sido propuesto en otros huéspedes, donde los Sarcophaginae ejercen la castración total o parcial de los hospedero (Ramírez-Salinas *et al.,* 2006).

El cambio en el comportamiento sexual de los individuos parasitados por *Blaesoxipha alcedo* se puede deber a que, durante el desarrollo de la larva de la mosca dentro del cuerpo del escarabajo, se alimente de sus gónadas, lo que produce una castración total de los escarabajos parasitados. Ésta castración provoca que estos individuos no reconozcan a los miembros del sexo opuesto (Ortiz-Domínguez y Favila, 2014).

Dado este contexto, en el presente trabajo se realizó una intensa búsqueda bibliográfica y se evaluo la biología básica de *B.alcedo* parasitoide del escarabajo necrofago *C. c. cyanellus*, debido a que se desconce el mecanismo de infestación del parasitoide y se carece de información sobre el estudio de vida. Esto permitió realizar un diagnóstico sobre el tipo de parasitoidismo que desplega *B. alcedo.*

II.- ANTECEDENTES

2.1. Origen del parasitoidismo

Los insectos en su hábitat viven en contacto con diversos estímulos que influyen sobre sus comportamientos. La búsqueda de alimento es una actividad muy importante, donde el esfuerzo se concentra en encontrar los recursos alimenticios con el mayor retorno energético y el menor riesgo. Estos recursos, en general no tienen una distribución homogénea en el hábitat, sino que se encuentran agrupados en parches que ofrecen distintas disponibilidades (Begon *et al*., 2006). Entonces, en el caso de los insectos, tienden a intensificar la búsqueda en lugares donde la probabilidad de encontrar su alimento es mayor (Schowalter, 2006), afectando la distribución y abundancia de los recursos consumidos y viceversa.

2.2. Clasificación funcional que agrupa a los consumidores

Existe una clasificación funcional que agrupa a los consumidores de acuerdo a Begon *et al.*, (2006) en:

1) Depredadores. Son aquellos animales que atacan a una presa y la matan al instante. La depredación involucra a aquellos organismos que se alimentan de otro, estando este último vivo al comienzo del ataque. Entonces, a lo largo de su vida los depredadores consuman muchas presas.
2) Parásitos. Son consumidores que no matan a sus presas al alimentarse, sino que consumen parte de los tejidos sin producirle daños mayores.
3) Parasitoides. Son consumidores que atacan a sus presas pero no las matan al instante, sino después de un tiempo determinado. Los parasitoides son

organismos intermedios entre depredadores y parásitos, como depredadores matan al hospedero en su ataque, pero como parásitos, necesitan de un hospedero para desarrollarse y madurar (Godfray, 1994). Tanto los parásitos como los parasitoides atacan pocas presas a lo largo de su vida y desarrollan una asociación íntima con la presa, a la que se le llama hospedero.

Así como muchos insectos se alimentan de néctar u otros insectos, los parasitoides son principalmente insectos que necesitan de los hospederos para alimentarse al menos durante su estado larval. Es por esto, que en el caso de los parasitoides, la búsqueda de hospederos es considerada como una búsqueda de alimento. De esta forma, el parasitoide adulto es un animal de vida libre que puede ser tanto herbívoro como depredador.

Algunos insectos realizan una búsqueda de alimento al azar donde eventualmente encontrarán recursos. Sin embargo, la gran mayoría, responden a señales que son indicadoras de potenciales fuentes de alimentación. La búsqueda de hospederos por los parasitoides está mediada en la mayoría de los casos por compuestos químicos. Sin embargo, existen factores que pueden influenciar la percepción de estos químicos por los insectos. Por ejemplo, factores que modifiquen la concentración de los gradientes químicos en el aire o el agua, así como factores ambientales que afectan la dispersión de las corrientes de estos químicos, lo que puede influir directamente en su percepción (Begon *et al*., 2006).

Las señales químicas utilizadas por los insectos para intercambiar información entre individuos son compuestos químicos que se conocen como infoquímicos. Estos se agrupan según la identidad del emisor y del receptor o por el efecto (benéfico, perjudicial o neutro) que tiene el infoquímico sobre los individuos involucrados en la interacción (Dicke y Sabelis, 1988).

En el caso de los insectos hematófagos y parasitoides, los compuestos liberados por un organismo emisor que resultan benéficos sólo para el individuo receptor se llaman kairomonas y el ejemplo típico lo constituyen los olores del hospedero (Nordlung y Lewis, 1976; Dicke y Sabelis, 1988; Vet y Dicke, 1992). Por otro lado, factores intrínsecos individuales del organismo receptor, como la sensibilidad a los olores, también pueden influir en la manera en que se perciben o interpretan los químicos.

2.3. Parasitoides

Los parasitoides son insectos cuyas larvas se alimentan del cuerpo de otro artrópodo, usualmente un insecto (el hospedero) el cual muere como resultado del parasitismo (Godfray, 1994). Otra característica de los parasitoides son sus adaptaciones para ovipositar, lo que ha llevado a la evolución de sofisticados ovipositores. Estos se encuentran especialmente en Ichneumonidae y Braconidae, principalmente en especies que parasitan larvas protegidas en lugares de difícil acceso como troncos de árboles y túneles en el suelo (Eggleton y Gaston, 1990; Price, 1975).

2.4. Ciclo de vida de un parasitoide

El ciclo de vida de un parasitoide, se compone de una serie de fases continuas. Primero utilizan mecanismos de atracción (feromonas), se aparean cerca o lejos del hospedero del que emergen los adultos del parasitoide. Luego sigue una fase de alimentación de los adultos, antes o después de que pongan sus huevos, con el néctar de las flores o de fluidos del hospedero que van a parasitar. Durante la localización del hospedero, la hembra del parasitoide es atraída primero hacia la planta, que a su vez atrae al insecto hospedante con como sustancias químicas atrayentes de largo alcance. Posterior a esto, el parasitoide es atraído por su hospedero con sustancias menos volátiles de corto alcance, en el que finalmente hembra del parasitoide deposita sus huevos, esta es la fase de parasitación.

En la etapa de oviposición en el hospedero, la hembra del parasitoide puede o no paralizar a la larva antes de ovipositar. En muchas ocasiones, según el tamaño del hospedero, la hembra del parasitoide puede poner más o menos huevos o incluso, seleccionar el sexo de los individuos que van a eclosionar de los mismos, dependiendo de la porporción de hembras o machos de la población (Carballo y Guaharay, 2004).

2.5. Grupos de insectos en que se presenta el parasitismo

En la actualidad, se estima que los parasitoides representan del 20 al 25% de todas las especies de insectos (LaSalle y Gauld, 1991; Godfray, 1994). El parasitoidismo como forma de vida se encuentra representado en 7 órdenes de insectos: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Neuroptera

y Strepsiptera (Godfray, 1994; Feener y Brown, 1997; Pennacchio y Strand, 2006). Aunque Hymenoptera y Díptera concentran la mayoría de los parasitoides, Hymenoptera se considera el grupo de insectos donde los parasitoides son más frecuente. De acuerdo a Godfray (1994) el 78% de sus especies son parasitoides.

Las familias del orden Hymenoptera en donde se han encontrado especies parasitoides son: Orussidae, Trigonalydae, Evaniidae, Aulacidae, Gasteruptiidae, Ibaliidae, Charipidae, Figitidae, Eucolidae, Leucospidae, Chalcididae, Eurytomidae, Torymidae, Agaoinidae, Perilampidae, Pteromalidae, Signiphoridae, Encyrtidae, Aphelinidae, Trichogrammatidae, Mymaridae, Eulophidae, Eucharitidae, Proctotrupidae, Diapriidae, Scelionidae, Platygastridae, Roproniidae, Megaspilidae, Ceraphronidae, Icheneumonidae, Braconidae, Drynidae, Bethylidae, Chysididae, Tiphiidae, Pompilidae.

En el orden Díptera hay especies parasitoides en las familias Cecydomiidae, Acroceridae, Bombylidae, Nemestrinidae, Phoridae, Pipunculidae, Conophidae, Sarcophagidae, y Tachinidae, que incluyen al 20% del total de las especies del orden. En el orden Coleoptera tienen parasitoides las familias Carabidae, Staphylinidae, Rhipiphoridae y Meloidae. En el orden Strepsiptera existen parasitoides en la familia Mengeidae. En Lepidóptera destacan las familias Pyralidae y Epipyropidae por su abundancia de parasitoides, mientras que en el orden Neuroptera los parasitoides se encuentran solo en la familia Mantispidae.

A lo largo de la evolución, la aparición del parasitoidismo ocurrió una sola vez entre los himenópteros, pero entre los dípteros ha aparecido en repetidas ocasiones, dando lugar a la enorme diversidad en sus hábitos alimenticios, formas

de encontrar y parasitar al hospedero, y hábitats que ocupan (Feener y Brown, 1997).

La distribución taxonómica y los orígenes evolutivos de la forma de vida de los parasitoides han sido profundamente analizados por Eggleton y Belshaw (1992), quienes reconocieron parasitoides en 21 familias de Díptera. Su hipótesis es que este estilo de vida se ha desarrollado más de 100 veces en los dípteros. La mayoría de los parasitoides dípteros surgieron de antepasados saprófagos, y tienen antepasados y anfitriones que vivieron y viven en o cerca de la superficie del suelo.

2.6. Tipos de parasitoides

Como resultado de la presión selectiva en la búsqueda de hospederos, se ha generado una gran variación en las adaptaciones de los parasitoides. Debido a esto, existen diferentes criterios para clasificarlos. Según el estado del hospedero que parasitan, se denominan parasitoides de huevos, de larvas, de pupas o de adultos. Según el comportamiento alimentario de la larva, pueden ser: Endoparasitoide cuando se desarrolla dentro del cuerpo del hospedero, o ectoparasitoide cuando vive externamente, aferrados al cuerpo mediante sus piezas bucales (Godfray, 1994).

Los parasitoides que producen un solo adulto por hospedero parasitado se denominan parasitoides solitarios, en oposición a los parasitoides gregarios, donde se desarrollan de 2 a varios miles de individuos a partir de un solo hospedero. Cuando un parasitoide ataca a un hospedero ya parasitado por una

hembra de la misma especie se denominan superparasitoide, cuando la hembra es de una especie diferente el parasitoide se denomina multiparasitoide. Por último, cuando la hembra ataca a una larva parasitoide que se encuentra parasitando a un hospedero se denominan hiperparasitoide (Godfray, 1994).

Una vez localizado el hospedero, los parasitoides, principalmente los himenópteros, utilizan las antenas y el ovipositor para evaluar si es apto para la puesta, para la alimentación o para ambas actividades. Para ello recurren a una gran variedad de estímulos procedentes del hospedero, que incluyen las marcas químicas aplicadas externa o internamente por otro parasitoide, la detección visual o táctil de huevos o larvas en su cutícula, la presencia de tejidos necróticos o la ausencia de movimiento, entre otras pistas (Viñuela *et al*., 1992).

Tras aceptar al hospedero, los parasitoides pueden seguir dos estrategias. La primera consiste en clavar el ovipositor en el cuerpo del hospedero e inyectarle un veneno que puede matarlo, paralizarlo de manera definitiva o frenar su desarrollo; a continuación, pone un huevo sobre su cuerpo o próximo a él, de forma que al emerger la larva se alimente del cuerpo indefenso. A este tipo de parasitoide se le denomina “idiobionte”. En este caso, la larva del parasitoide sólo dispone de los recursos del hospedero en el momento de la puesta para completar su crecimiento. La segunda estrategia permite que el hospedero continúe desarrollándose y creciendo tras la puesta, de manera que, frecuentemente el hospedero completa su desarrollo larvario y muere al pupar. Este tipo de parasitoide se conoce como “koinobionte” o “cenobionte” (Godfray, 1994).

Los parasitoides cenobiontes en general, permiten el paso de un estadio del hospedero al otro, como aquellos que son parasitoides de huevo-larva y larva-pupa. En muchos casos los cenobiontes no paralizan el hospedero durante la oviposición, pero pueden suspender el desarrollo durante su estado larval o pueden alimentarse de órganos no vitales del hospedero para lograr completar su desarrollo. El hecho de que la hembra en el momento de la puesta paralice de manera definitiva (idiobionte) o temporal (cenobionte) al hospedero lleva asociado una serie de características biológicas, fisiológicas y morfológicas en el parasitoide (Godfray, 1994).

2.7. Aspectos jerárquicos de parasitismo exitoso

El parasitismo exitoso es un proceso que ha sido dividido en cinco etapas jerárquicas y sucesivas: localización del hábitat, búsqueda y descubrimiento del hospedero, localización del hospedero, aceptación del hospedero y uso del hospedero (Godfray, 1994, Brodeur y Boivin, 2004). Este enfoque ha sido adoptado por la mayoría de los autores que han realizado revisiones sobre este tema (Vinson, 1976, 1984, 1985; van Alphen y Vet, 1986).

Existe otro modelo más dinámico propuesto por Lewis *et al.,* (1990) y por Vet *et al.,* (1990) en el que proponen que los parasitoides deberían responder en mayor medida a los estímulos más asociados con el hospedero. Lo que significa que si un parasitoide es capaz de localizar al hospedero directamente, la localización del hábitat sería redundante. Este último modelo es un avance a la visión estrictamente jerárquica del éxito de parasitoidismo; sin embargo, este modelo le

quita importancia a estrategias que no sean respuestas comportamentales a estímulos químicos (Godfray, 1994).

a) Localización del hábitat: Cuando un parasitoide se enfrenta a la tarea de encontrar un hospedero sobre el cual dejar la descendencia (o parasitar), lo primero es localizar el hábitat donde éste se encuentra. A diferencia de muchos insectos nectívoros donde las flores desarrollan estrategias de atracción, los hospederos se encuentran bajo una fuerte presión de selección para evitar ser encontrados. Debido a esto, la hembra parasitoide se vale de señales ambientales indirectas que indiquen la presencia del hospedero. En la mayoría de los casos, el parasitoide se vale de señales olfativas aunque también utilizan señales visuales (Wäckers y Lewis, 1999).

Una de las principales señales utilizadas por los parasitoides es el olor del alimento de sus hospederos. Otros, utilizan olores emitidos por las plantas, que son alimento de los hospederos cuando estas son dañadas. Algunos también muestran respuestas innatas a señales importantes para el parasitoide a lo largo de su evolución; es decir, señales clave que son indicadoras de la ubicación de los hospederos y que se han mantenido estables a lo largo de la historia evolutiva del parasitoide (Vet *et al.,* 2002).

b) Localización del hospedero

La localización del hospedero es una etapa en el proceso del parasitoidismo que implica diversos comportamientos sucesivos, como son la búsqueda y detección del hospedero y la orientación hacia éste. Según Godfray (1994), las estrategias

de localización del hospedero se pueden clasificar en tres categorías de acuerdo al tipo de señales que aprovechan los parasitoides:

1) Estímulos del microhábitat del hospedero o de la planta de la que estos se alimentan.
2) Señales asociadas con la presencia o con la actividad del hospedero y,
3) Estímulos originados directamente por el hospedero.

Ciertos estímulos corresponden a marcas químicas, aplicadas externa o internamente por otro parasitoide, la detección visual o táctil de huevos o larvas en la cutícula, la presencia de tejidos necróticos o la ausencia de movimiento.

Otras pistas son:

1. Plantas bajo ataque: Atacadas por un herbívoro producen mayores volúmenes y diferentes tipos de volátiles que plantas sanas.

2. Heces del herbívoro u otros componentes de la asociación insecto/planta: la respuesta es mayor hacia plantas que tienen el hospedero, el daño u otro material relacionado con él.

3. Otros organismos asociados: Hongos y bacterias asociados a la descomposición del hospedero producen compuestos que usa el parasitoide para localizarlo.

4. El mismo hospedero: Señales auditivas y visuales, especialmente importante en grupos que usan comunicación auditiva.

Las estrategias de localización del hospedero utilizadas por la mayoría de los himenópteros se pueden englobar en las dos primeras categorías. En el caso de los dípteros es muy común que estos usen los sistemas de comunicación de sus hospederos durante su búsqueda (Feener y Brown, 1997).

De los infoquímicos existentes, los aleloquímicos poseen mayor importancia para los parasitoides en el proceso de búsqueda de hospederos, en especial las kairomonas (Lewis *et al*., 1990; Papaj y Vet, 1990; *Vet et al.,* 1990; Turlings *et al*., 1991b; Whitman y Eller, 1992; Tumlinson *et al*., 1993b).

Los parasitoides no solo responden a un tipo particular de aleloquímico, sino que pueden responder a diferentes mezclas de estos compuestos (Noldus, 1989; Papaj y Vet, 1990; Vet *et al*., 1990; Turlings *et al*.,1991b, Tumlinson *et al*., 1993b). Entonces, los parasitoides reconocen la ubicación de sus hospederos en el ambiente, no solo a través de los aleloquímicos asociados al mismo hospedero, sino también por los provenientes de sus actividades, de la planta de la que se alimentan, o de microorganismos asociados con el hospedero o de su hábitat (Lewis *et al*., 1990; Vet *et al*., 1990; Turlings *et al*., 1991a; Whitman y Eller, 1992; Steinberg *et al.,* 1993; Tumlinson *et al*., 1993b).

c) *Discriminación y aceptación del hospedero*

Algunos parasitoides detectan y distinguen el estado de parasitismo de sus hospederos por medio de señales químicas. Este comportamiento se denomina discriminación del hospedero. Esto permite a los parasitoides parasitar exitosamente al mejor hospedero disponible con la finalidad de maximizar su

aptitud o “fitness” y tener una ventaja competitiva frente a parasitoides incapaces de discriminar al hospedero (Roitberg y Mangel, 1988).

La detección y discriminación de un hospedero adecuado permiten a un parasitoide aumentar su éxito reproductivo. Se ha propuesto que existen presiones de selección sobre la discriminación del hospedero dado que, hembras que sean capaces de discriminar a sus hospederos podrían evitar desperdiciar huevos y tiempo en búsquedas infructuosas (Godfray, 1994; Van Baaren *et al.,* 1995; Royer *et al*., 1999). Existen dos modalidades de discriminación del hospedero: intra e interespecífica (Mackauer, 1990).

La discriminación intraespecífica es la capacidad de reconocer hospederos parasitados por coespecíficos (Van Alphen y Visser, 1990). Este comportamiento se ha descrito principalmente entre los himenópteros y en una menor medida entre los parasitoides dípteros (Van Lenteren, 1981; Mackauer, 1990; Van Alphen y Visser, 1990; Brodeur y Boivin, 2004). Por otro lado, la discriminación interespecífica es la capacidad de reconocer hospederos parasitados por parasitoides de otras especies y ocurre en unas pocas especies, principalmente de himenópteros (Mackauer, 1990; van Baaren *et al.,* 1994).

d) *Uso del hospedero*

Esta etapa del parasitoidismo es la última del proceso y ocurre luego de que el hospedero ha sido aceptado. Asimismo, durante esta etapa se inducen cambios

tanto físicos como fisiológicos en el hospedero que son atribuidos tanto a las larvas como a los adultos de los parasitoides (Vinson y Iwantsch, 1980).

Estos cambios se han dividido de acuerdo al efecto que tienen los parasitoides sobre el hospedero. Pueden generarles parálisis, cambios en el crecimiento, alimentación y desarrollo (Vinson y Iwantsch, 1980). Uno de los efectos más frecuentemente registrados, es la modificación en la tasa de alimentación del hospedero. Hay casos en los que el parasitoide detiene completamente la alimentación de su hospedero o puede inhibir la pupación (Vinson y Iwantsch, 1980). Sin embargo, poco se conoce sobre los mecanismos por los cuales los parasitoides logran tomar control de su hospedero.

2.8. Mecanismo de infestación de himenopteros

Los mecanismos de oviposición de los insectos parasitoides han sido muy estudiados y con frecuencia están asociados a un gran número de caracteres adaptativos, dirigidos a asegurar que la joven larva sea capaz de desarrollarse en su huésped normal (Davies, 1991). La selección del hospedero involucra dos actividades: primero la búsqueda y reconocimiento del hospedero dentro de su hábitat; segundo, el reconocimiento de si el parasitoide puede regular o no la fisiología del hospedero y así determinar si este es apropiado para ser parasitado.

En los himenópteros, frecuentemente las hembras introducen el ovipositor para examinar las condiciones fisiológicas del hospedero y saber si son óptimas o si este ha sido previamente parasitado (Vet *et al*., 1995; Leyva, 2000). Por lo tanto, la regulación de la fisiología del hospedero se inicia cuando la hembra del

parasitoide inyecta toxinas para paralizar al huésped al momento de la oviposición, (Tumilson *et al.,* 1993).

La oviposición de los ectoparasitoides se realiza en dos fases: inyección del veneno y oviposición. Mientras que en muchos endoparasitoides esto puede ocurrir en un solo tiempo (Wharton, 1993). El tiempo de oviposición es variable entre las especies y puede ir desde algunos segundos hasta varios minutos (Leluk y Jones, 1989; Matthews, 1970).

Debido a lo anterior, existen varios tipos de infestación por parasitoides. El parasitismo primario, implica el ataque a hospederos de vida libre (principalmente insectos fitófagos), mientras que el parasitismo secundario o incluso terciario implica a los hiperparasitoides que atacan a los estados inmaduros de especies que a su vez son parasíticas (Godfray, 1994). Por ejemplo, algunos himenópteros endoparasíticos ovipositan sobre el cuerpo del huésped, pero frecuentemente lo depositan en la cavidad corporal de la larva del huésped.

En algunas especies el huevo es sistemáticamente colocado dentro de un órgano del huésped: cerebro, ganglio ventral o intestino. El ovipositor largo que tienen muchos himenópteros parasitoides está bien adaptado a realizar esta función y las hembras de algunas especies tienen un comportamiento de búsqueda del huésped muy interesante por ejemplo la especie *Hyposoter didymatar* Thunberg, endoparasitoide de lepidópteros que también puede parasitar dípteros y coleópteros fitófagos (Wharton, 1993).

No hay certeza de que el huevo de un parasitoide puesto en un huésped se desarrolle hasta adulto, pues algunos huéspedes son de tan pobre calidad (tamaño, edad, condición, dieta y especie) que los parasitoides mueren durante su desarrollo, o su muerte puede ser causada por una respuesta defensiva del hospedero, generada por el parasitoide como resultado de la intensa presión selectiva a la que es sometido. Sin embargo, también los parasitoides desarrollan contrarespuestas a estos mecanismos defensivos y puede desarrollar la habilidad de manipular el comportamiento y la fisiología del hospedero, aumentando sus posibilidades de supervivencia (Godfray, 1994).

Las larvas también compiten con otros parasitoides tanto a invel intra como interespecífico. Por ejemplo, las larvas de parasitoides solitarios con frecuencia poseen grandes mandíbulas con las que luchan entre sí hasta que un solo individuo permanece, mientras que las larvas de especies gregarias deben de competir por los recursos que constituye el hospedero (Godfray, 1994).

2.9. Mecanismo de infestación en dípteros

Los dípteros, a diferencia de los himenópteros, no inyectan veneno inmovilizante, ni pueden frenar el desarrollo del hospedero o prevenir la encapsulación de los huevos, por lo que desarrollan otras estrategias para evadir la respuesta del sistema inmunitario de la víctima evitando su encapsulación y muerte (Godfray, 1994).

Una estrategia importante consiste en mantener contacto con el exterior mediante un orificio en el tegumento, uniendo sus espiráculos posteriores al sistema de

tráqueas del hospedero, o reconduciendo los productos de la respuesta inmunitaria para construir un tubo respiratorio mediante el que tenga acceso continuo de aire fresco (Por ejemplo: Bombyliidae, Cryptochetidae, y la mayoría de los Tachinidae, entre otros). Una segunda posibilidad es que la larva se desplace a tejidos específicos como los ganglios nerviosos, músculos o glándulas, de forma que no promueva la respuesta-inmunitaria, este caso se presenta con frecuencia en Tachinidae (Godfray, 1994).

Existen otras estrategias en los dípteros y en otros insectos para evitar la respuesta inmune del hospedero. En el caso de los idiobiontes con huevos y larvas de rápido desarrollo, ovipositan en hospederos que han perdido sus mecanismos de defensa y están expuestos a cualquier ataque. De este modo, la larva se alimenta del hospedero antes de que éste sea consumido por cualquier otro enemigo natural. Por este motivo, las hembras producen huevos relativamente grandes y ricos en vitelo llamados “huevos anhidrópicos” (Flanders, 1942).

El enriquecimiento de los huevos anhidrópicos genera un gasto fisiológico elevado para la hembra, que debe alimentarse de sustancias nutritivas ricas en proteínas necesarias para producir y madurar los huevos. Estas proteínas, las consiguen, en la mayoría de los casos, de la hemolinfa que fluye a través de las punciones realizadas con el ovipositor en el hospedero denominadas “picaduras alimenticias”, que pueden ser independientes de las picaduras realizadas para la puesta del huevo (Flanders, 1942).

Los parasitoides que requieren alimentarse antes de realizar la puesta del primer huevo anhidrópico se denomina “anautógenos”, mientras que las especies “autógenas” ovipositar sin realizar picaduras alimenticias. Los recursos para producir estos primeros huevos proceden de reservas acumuladas durante el periodo larvario y de la movilización de los depósitos de grasa en el cuerpo de las hembras. En el caso de los huevos “hidrópicos” son pequeños y con poco vitelo para el desarrollo embrionario, entonces el alimento requerido será absorbido directamente del hospedero a través del fino corión. Este es típico de especies cenobiontes, que rara vez realizarán picaduras alimenticias.

La maduración de los huevos clasifica a los parasitoides en Sinovigenicos y Proovigenicos. En los Proovigénicos, la hembra emerge con los huevos ya maduros y los irá poniendo a lo largo de una corta vida en la que los huevos no se repondrán tras la puesta. Su limitación como parasitoide radica en el tiempo requerido para ovipositar, en el número fijo de huevos con que emerge, en su longevidad y en su eficacia de búsqueda. Por otra parte, las hembras Sinovigénicas al emerger tienen pocos o ningún huevo maduro, los desarrollan de manera contínua a medida que los ponen y se reabsorben para subsanar la falta de alimento en condiciones de estrés o ausencia de hospedero (Godfray, 1994).

El fenómeno de reabsorción de los huevos rara vez se dará entre especies cenobiontes. Los idiobiontes son en su mayoría sinovigénicos, mientras que los cenobiontes son principalmente proovigénicos. Asimismo las especies

sinovigénicas viven un mayor periodo de tiempo que las proovigénicas (Bartlett,1964a).

Independientemente de si realizan o no picaduras de alimentación, los parasitoides, especialmente los himenópteros, en estado adulto requieren de un suministro constante de hidratos de carbono. Los adultos pueden practicar el “host- feeding”, es decir provocar picaduras alimenticias a las presas, lo cual les facilita la supervivencia. El “host-feeding” se ha observado en 17 familias de himenopetros. Hay especies que necesitan el “host-feeding” para iniciar la puesta y este favorece la producción de huevos. Algunas especies realizan el “host-feeding” en el mismo organismo en el que realizan la puesta. Pero muchas especies no se alimentan del mismo organismo, habitualmente se alimentan de estados más jóvenes y realizan la puesta en estados posteriores (Godfray, 1994).

Godfray, (1994), menciona que los hidratos de carbono (azucares) son vitales durante las fases tempranas y tardías de la vida de la hembra, ya que proporcionan la energía necesaria para llevar a cabo distintas actividades, como la búsqueda de hospederos, además de alargar su vida e incluso aumentar su fecundidad. Sin estos azucares, la supervivencia del adulto se reduciría a varios días o incluso horas. Los azúcares en condiciones naturales, los obtienen del néctar (floral o extrafloral) y de la melaza procedente de distintos insectos pertenecientes en su mayoría al orden Hemíptera (pulgones y cochinillas, entre otros).

Una de las características más llamativas de los himenópteros parasitoides es la exactitud con que realizan la puesta, junto con la morfología del ovipositor (son los únicos entre los holometábolos en retener la forma primitiva lepismátida del ovipositor y de las glándulas accesorias asociadas), lo cual permite que no solo sean los más efectivos al atacar un hospedero sino que con dicho ovipositor, discrimina si el hospedero ha sido parasitado (Flanders, 1942).

Por el contrario, el resto de órdenes parasitoides, por lo general, distribuyen sus huevos en el ambiente del hospedero y confían en la posibilidad de encuentros entre el hospedero y sus huevos o, tal y como se ha descrito, en las habilidades del primer estado larvario, tanto en la espera como en la búsqueda activa de un hospedero adecuado. No obstante, también hay especies en los que la hembra realiza la puesta sobre el hospedador (ejemplo: la mosca Tachinidae), si bien en este caso carecen de un ovipositor verdadero o apendicular (típico de himenópteros), y en su lugar presentan un ovipositor extensible (Godfray, 1994).

En general, la oviposición y el desarrollo de los parasitoides pueden iniciarse desde la etapa de huevo del huésped y terminar en la misma o cualquier etapa posterior. De esta forma, existen parasitoides de huevos (Mymaridae, Trichogrammatidae, Scelionidae); huevo-larva o huevo-ninfa (Braconidae: Cheloninae, Platygastridae); larva (Braconidae, Encyrtidae, Tachinidae); larva-pupa (Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Tachinidae); pupa (Chalcididae, Eulophidae, Ichneumonidae) y adulto (Braconidae: Euphorinae, Eulophidae). (Doutt, 1964).

El cuadro 1 muestra una comparación de las principales características morfológicas y biológicas entre himenópteros y los dípteros parasitoides.

Cuadro 1. Características morfológicas y biológicas de los himenópteros y los dípteros parasitoides (Quicke, 1997).

Himenóptera	**Díptera**
La hembra adulta suele ser la responsable de localizar al hospedero.	El primer estado larvario suele ser el encargado de localizar al hospedero.
Ovipositor capaz de perforar o penetrar un sustrato duro.	Ovipositor incapaz de perforar.
Las mandíbulas del adulto le permiten emerger de un endurecido lugar de pupación.	Los adultos carecen de mandíbulas por lo que se ven limitados a aquellos lugares donde las patas y el ptilino (bolsa en la cabeza) les permiten escapar.
Adultos capaces de realizar picaduras de alimentación, host-feeding frecuente, o de alimentarse de fuentes azucaradas.	Alimentación normalmente limitada a secreciones azucaradas como la melaza o el néctar. Host- feeding poco frecuente.
Reproducción principalmente arrenotoca (los huevos producen machos). Pueden ajustar el sexo de la descendencia al tipo e hospedero.	Anfigónicos (los huevos dan machos y hembras), mortalidad diferencial ligada al sexo en tamaño reducido.
Baja fecundidad	Alta fecundidad.
Los endoparasitoides koinobontes son normalmente oligofagos.	Los endoparasitoides cenobiontes son normalmente polífagos.
Utilizan un amplio rango de estados del hospedero	La mayoría atacan los últimos estados de hospederos móviles y expuestos.
Suelen evitar el superparasitismo.	Rara vez evitan el superparasitismo.
La mayoría paralizan al hospedero.	La mayoría de los endoparasitoides son incapaces de paralizar al hospedero.
Supervivencia del hospedero tras el ataque sólo en contadas excepciones.	Supervivencia del hospedero tras el ataque más frecuente.

2.10. Estrategias de parasitación

Como se mencionó antes, los parasitoides se clasifican por la estrategia de desarrollo que utilizan como: idiobiontes, donde la larva del parasitoide, se alimenta en un hospedero que detiene su desarrollo después de ser parasitado (parasitoides de huevo, larva y pupa). Un ejemplo de este tipo de parasitoides es *Trichonogramma* sp., parasitoide de lepidópteros; y los cenobiontes, en los cuales la larva se alimenta de un hospedante que continua desarrollándose después de ser parasitado (parasitoides de huevo-larva, larva-pupa) (Carballo y Guaharay, 2004). Por lo tanto por el estado del hospedante que parasitan y emergen, pueden ser parasitoides de huevo, como por ejemplo *Trichogrammatidaea* y *Scelionidae*, de Larva-larva: *Apanteles* y *Cotesia*, de larva-Pupa: *Belvosia*, entre otros (Hanson y Hilje, 1993).

Enseguida viene la fase de desarrollo larval del parasitoide, la cual depende del tamaño del insecto hospedero, de la etapa en la que fue parasitado, y si paraliza a su hospedero. Asimismo continúa la fase de formación de pupa del parasitoide que ha completado su desarrollo larval, la cual puede ocurrir tanto dentro del insecto hospedero como fuera de él. Finalmente, ocurre la emergencia de los adultos; normalmente, los machos emergen antes que las hembras (Carballo y Guaharay, 2004).

2.10.1. *Parasitoides de huevo*

Los parasitoides de huevos son principalmente avispas diminutas, pertenecientes al orden himenóptera, principalmente de las familias *Trichogrammatidae*,

Scelionidae, Braconidae y *Mymaridae*. En la naturaleza se encuentra una gran diversidad de especies de parasitoides de huevos, y los géneros *Trichogramma sp*., y *Telenomus sp*., son los que incluyen el mayor número de especies que actúan principalmente contra plagas del orden Lepidóptera (Salazar *et al.,* 2006).

2.10.2. Parasitoides de larva

Los órdenes Himenóptera y Díptera incluyen las principales especies de insectos parasitoides de larvas de otros insectos que son dañinas en cultivos. Estos insectos benéficos son parte de una gran diversidad de avispas, que buscan las larvas de las plagas que le sirven de hospedero (Salazar *et al.,* 2006). Los himenópteros o avispas parasitoides de larvas tienen diferentes tamaños y coloración. La mayoría de las especies buscan a su hospedero cuando éste se encuentra en sus primeros estados larvales, para colocar dentro de su cuerpo o fuera de él sus huevos. Dentro del orden Diptera, las familias de parasitoides de larvas más importantes pertenecen a las familias Tachinidae y Sarcophagidae. Dentro del orden Himenóptera, las familias más reconocidas son Braconidae, Icheumonidaee, Encyrtidae, Eulophidae, Pteromalidae y Bethylidae (Corporación para el desarrollo de insumos y servicios agroecológicos, 2004).

2.11. Ejemplos de los principales mecanismos de parasitación por Himenópteros, Dípteros y Coleopteros

2.11.1. Himenópteros

Miranda-Salcedo (1998), realizó un trabajo sobre la biología de *Doryctobracon crawfordi* (Viereck) y *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera:

Braconidae), parasitoides de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae). Encontrando que *Diachasmimopha longicaudata* parasita directamente larvas de segundo y tercer estadio de varias especies de moscas de la fruta (Wharton, 1989). En contraste, *D. crawfordi* parasita principalmente larvas de tercer estadio de *Anastrepha ludens, A. striata y A. fraterculus* (Wharton, 1989).

García y Tarango (2011), trabajaron en la eficacia de *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) en el control biológico de *Acrobasis nuxvorella* (Lepidoptera: Pyralidae) y *Cydia caryana* (Lepidoptera: Tortricidae). Encontrando en este estudio que *T. platneri* ataca preferentemente huevos frescos de estas especies de lepidópteros.

En México, Palacios *et al.,* (2008), reportaron que varias especies de *Opius* sp. (Braconidae) controlan a *Liriomiza triifolii* (Diptera: Agromyzidae): en el cultivo del chile en Altamira, Tamaulipas. Cerca de allí, en el municipio de González, Tamaulipas, Arcos-Cavazos *et al*., (2010) encontraron seis especies de parasitoides himenópteros que parasitan el estado de larva de: *Opius* sp., *Chysocharis* sp., *Diglyphus* sp. (Hymenoptera:Eulophidae), *Gronotoma* sp. (Hymenoptera: Figitidae).

Bautista *et al.,* (1998) estudiaron parasitoides relacionados con *Phyllocnistis citrela* Stainton (Lepidóptera: Gracillariidae) en Cuitlahuac, Veracruz, reportando un parasitoidismo de hasta 70%, ejercido por *Cirrospilus* spp. *Elasmus tischeriae* (Hymenoptera: Eulophidae) que parasitan larvas y pupas, *Galeopsomyia* sp. (Hymenoptera: Eulophidae: Tetrastichinae) parasita larvas y prepupas, mientras

que *Horismenus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae) parasita pupas y prepupas. En general, el genero *Cirrospilus* es cosmopolita y polífago, aunque parasitan hospederos de la familia Gracillariidae, en ocasiones pueden actuar como hiperparasitoides. En el caso de *Cirruspilus floridensis* es un ectoparasitoide que ataca a larvas de tercer estadio, prepupas y pupas de *Phyllocnistis citrela.*

En otro ejemplo de mecanismo de parasitación, *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) se desarrolla como ectoparasitoide idiobionte en ninfas de *Diaphorina citri* Kuwayana (Hemiptera: Psyllidae). Las hembras de *T.radiata* colocan sus huevecillos en la parte ventral de las ninfas de *D. citr,i* a partir del tercer o quinto estadio, al eclosionar las larvas de *T. radiata*, succionan la hemolinfa del hospedero y terminan su desarrollo en el cadáver del mismo. El periodo de vida del parasitoide es más corto para los machos que para las hembras. Los adultos de estos parasitoides se alimentan de miel y néctar de las plantas. *T. radiata* es una especie partenogénesis arrenotoca que coloca hasta 300 huevecillos (Etienne *et al*., 2001).

Vargas (2003), efectuó un estudio en Puerto Rico sobre la relación hospedero-parasitoide entre *Diaprepes abbreviatus* (L) (Coleoptera:Curculionidae) y el endoparasitoide *Tetrastichus haitiensis* (Hymenoptero:Eulophidae). Las hembras de *T. haitiensis* localizan la masa de huevos que la hembra de *D. abbreviatus* pone en las hojas de los cítricos e introducen el ovipositor a través de dichas hoja y parasitan la masa de huevos (Wolcott, 1950; Woodruff, 1968; Armstrong, 1987). Entonces, los huevos parasitados cambian de color amarilloso a marrón y luego a

negro. En 14 a 18 días emergen los adultos, saliendo a través de huecos en la hoja hechos por las avispillas (Beavers *et al*., 1980) y (Sutton *et al*., 1972). En el campo el parasitismo de *T. haitiensis* sobre *D. abbreviatus* puede alcanzar un 90 % en Puerto Rico (Wolcott, 1950) y en la Florida (Woodruff, 1968).

La especie *Mirax insularis* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae), presenta metamorfosis completa, pasando por las etapas de huevo, larva (tres estadios larvales), prepupa, pupa y adulto (León, 1997). El proceso de parasitismo empieza cuando *M. insularis* deposita sus huevos en el hemoceloma de la larva de *L. coffeella*, adhiriéndose a los túbulos de Malpighi cerca de la unión del intestino medio y posterior, o a los cuerpos grasos, a las glándulas salivales, o a la pared exterior intestinal (León, 1997). Bajo condiciones ambientales óptimas, el desarrollo de *M. insularis*, oscila entre 17 a 25 días a partir de la adhesión del huevo al tejido larval de *L. coffeella.*

Oliva (2008), reporta en un trabajo de avispas parasitoides (Hymenoptera) que parasitan puparios de moscas sarcosaprofagas (Diptera: Calliphoridae; Sarcophagidae) en Buenos Aires, Argentina, en particular a cuatro especies parasitoides: *Tachinaephagus zealandicus* Ashmead (Encyrtidae), *Brachymeria podagrica* Fabricius (Chalcididae), *Nasonia vitripennis* Walker (Pteromalidae) y *Alysia sp*. (Braconidae: Alysiinae). La mayoría de las emergencias de los parasitoides *Phaenicia sericata* Meigen (Calliphoridae) y Sarcophaga spp (Sarcophagidae) provenían de masas de pupas de los hospederos que habían producido tanto *Phaenicia sericata* Meigen (Calliphoridae) y adultos de

Sarcophaga spp. que fueron identificados como *S. crassipalpis* Macquart y *S. argyrostoma* (Robineau Desvoidy).

2.11.2. Dípteros

La búsqueda del hospedero es uno de los desafíos más importantes para los parasitoides. Como se ha venido mencionando, existen muchos estudios donde se muestra que los parasitoides pueden utilizar kairomonas, compuestos químicos que se intercambian entre individuos de diferente especie cuya emisión solo beneficia al receptor, asociadas a los hospederos en su localización (Monteith, 1955; Mitchell y Mau, 1971; Godfray, 1994; Klowden, 2007).

Por otra parte, las estrategias que utilizan los parasitoides en esta tarea han sido muy estudiadas para los himenópteros, pero para los dípteros existe mucho menos información (Godfray, 1994; Feener y Brown, 1997; Vet *et al*., 2002, Brodeur y Boivin, 2004). Los dípteros parasitoides tienen estrategias de búsqueda en las cuales está involucrado el estado adulto y alguno de los estadios larvales.

A continuación se muestran algunos ejemplos de mecanismos de infestación llevados a cabo por algunos dípteros parasitoides:

Mallophora ruficaudata (Diptera: Asilidae) es un parasitoide solitario de algunos coleópteros de la familia Scarabaeidae, prefiere larvas de tercer estadio de *Cyclocephala signaticollis* Burmeister. Las larvas de *M. ruficauda* parasitan al estado larval de los coleópteros conocidos como gusanos blancos del suelo

(Remedi de Gavoto, 1964; Dennis y Knutson, 1988; Castelo, 2003), parasitando hasta el 87% de las larvas en campo (Castelo, 2003, Castelo y Corley, 2010).

Las larvas de *M. ruficauda,* una vez que encuentran al hospedero, se posiciona sobre su tegumento y se aferra con las estructuras bucales (Musso, 1981; Castelo, 2003), alimentandose de la hemolinfa y tejidos de su hospedero durante el otoño y el invierno hasta el comienzo de la primavera sin variar su tamaño. Sin embargo, al finalizar el invierno, el hospedero sale del estado de letargo en que se encontraba y comienza la fase pre-pupa. En ese momento, la larva parasitoide comienza a desarrollarse rápidamente, consume totalmente a su hospedero y completa el resto de sus estadios, del tercero al quinto, hasta que pupa (Copello, 1922; Castelo, 2003). Sin embargo, se desconoce, la duración y supervivencia de estos estadios larvales.

Crespo (2011), realizó un estudio sobre la ecología y fisiología del comportamiento de localización del hospedero en el parasitoide *Mallophora ruficaudata* (Diptera: Asilidae) en Buenos Aires, Argentina, encontrando que durante el estado larval*, M. ruficauda* (Figura 1A) parasita a las larvas de los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae) (Figura 1B).

Ramírez *et al*., (2006) estudiaron la biología de Cryptomeigenia sp. (Diptera: Tachinidae) y su actividad parasítica sobre adultos de *Phyllophaga rufotestacea* (Coleoptera: Melolonthidae) especie registrada recientemente en San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Se determinó que esta especie pasa por cuatro etapas de desarrollo: huevo, larva, pupa y adulto que se desarrollan dentro del escarabajo, con una duración de 29 a 32 días bajo condiciones de laboratorio. El mecanismo

Fig. 1. A) Adulto de *Mallophora ruficaudata*, se l

Fig. 1. B) Larva de *Cyclocephala signaticollis* Burmeister

huevos en la cavidad abdominal de escarabajos adultos de *P. rufotestacea* y sólo la larva más grande sobrevive, alimentándose de las demás, y de las vísceras del escarabajo.

Hernández y Benz (2004), estudiaron a los enemigos naturales del “frailecillo” *Macrodactylus murinus (*Coleoptera; Scarabaeidae*)* en la Sierra de Manantlán, Jalisco y reportan a *Saclodxia lambels* (Diptera: Sarcophagidae) parasitando a *M. murinus.* Registraron dentro del abdomen de un adulto de *M. murinus* al díptero en estado larvario que emergió posteriormente para pupar. Los adultos presentaron una inflamación de la parte dorsal del abdomen, sobresaliendo de los márgenes de los élitros, pero se desconoce el mecanismo de penetración de *Saclodxia lambels*.

Las especies de la familia Sarcophagidae exhiben varios mecanismos de oviposición. Algunas larvipositan sobre o cerca del huésped (Cole, 1969); otras colocan su progenie lejos del huésped y otras son capaces de penetrar el integumento del huésped para larvipositar o introducir el huevo a través del aparato bucal del huésped (Hagen, 1964).

En un estudio realizado por Álvarez *et al*., (2007), sobre la interacción entre *Lixophaga diatraeae* (Diptera: Tachinidae) y *Tetrastichus howardi* (Hymenoptera: Eulophidae) parasitoides de *Diatraea saccharalis* en cuba. Estos autores mencionan que, aunque se ofrezcan exclusivamente pupas de *L. diatraeae* como posibles hospedantes a hembras de *T. howardi*, éstas solo logran parasitar prepupas y pupas del díptero con menos de 48 horas de formadas, e incluso, si tienen más de 36 horas, los adultos de *T. howardi* no logran emerger. *T. howardi* prefiere parasitar crisálidas de *D. saccharalis* y no pupas de *L. diatraeae.*

La familia Asilidae es uno de los grupos más numerosos en número de especies de insectos. Las especies de este grupo son comúnmente denominadas moscas ladronas y se caracterizan por ser depredadores de gran voracidad (Ruiz, 1925). Los asílidos tienen distribución mundial y comprenden 530 géneros y 7003 especies descriptas a la actualidad (Geller-Grimm, 2010; Artigas *et al*., 1991; de Santis y Cornejo, 1990). Los adultos se alimentan de insectos voladores mientras que las larvas son depredadores de las larvas subterráneas de escarabajos.

Existen varios registros de larvas de Asilidae atacando larvas de Scarabaeidae (Davies, 1919; Ritcher, 1940). Se ha observado que el hábito depredador parece ser bastante común entre los Asilidae, dado que las larvas son capaces de alimentarse sobre cualquier insecto de cuerpo blando que encuentren, pero parecen tener una marcada selección hacia los Scarabaeidae cuando toman una presa (Clausen, 1940).

En Estados Unidos se reportan de 21 a 23 especies parásitas del chapulín *Melanoplus differentialis* Thomas (Orthoptera: Acridoidea) (Hostcetter, 2002), cinco de las cuales son las más importantes por su nivel de parasitismo hasta del 50%. Las moscas de la familia Sarcophagidae son ovovivíparos, sin excepción, lo que significa que sus huevos eclosionan en el útero y la hembra depositan una larva viva en el hospedero (Shewell, 1987). Uribe y Santiago (2011), registran una mosca *Sarcophaga sp*. como enemigos natural de *M. differentialis* en el estado de Querétaro, México. La mosca parasita a esta especie, si bien es cierto que la mayoría de larvas de especies de sarcofágidos se alimentan de materia en

descomposición, se han detectado algunas especies parásitando como *M. differentialis.*

Muñiz-Reyes *et al*., (2011), en un trabajo sobre parasitoides nativos de *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) en tejocote *Crataegus* sp., en el centro de México, mencionan a especies de parasitoides pertenecientes a la familia Braconidae como como parasitoides de larva y pupa (*Diachasma alloeum* (Muesebeck), *Diachasma ferrugineum* (Gaham), *Diachasmimorpha mellea* (Gaham), *Diachasmimorpha mexicana, Opius downesi*). *Utetes canalicutatus* infesta de huevo a larva, *Utetes lectoides* (Gaham) es parasitoide de larva y *Utetes richmondi* inyecta el ovipositor en larva y pupa. Este trabajo es también el primer registro de *Hemipenthes Blanchardiana* como parasitoide de *R. pomonella*, mientrasque la especie *H. blanchardiana* sobre puparios de *R. pomonela* constituye el primer reporte mundial de este parasitoide.

2.11.3. Coleopteros

La borreguilla es un coleóptero que en su fase larval es un importante depredador de ootecas de chapulín en Estados Unidos de América, la hembra adulta deposita masas de huevos cercas de las ootecas, cuando nacen las larvas buscan las ootecas, las perforan y devoran los huevecillos, si aún no completa su desarrollo larval sigue buscando más ootecas (Capinera, 2003). Su ciclo biológico puede durar hasta dos años, según describe Rees (1973). La presencia de *Epicauta* sp., ha sido reportada por otros investigadores en México. Rivera, (2004) indica que es

un depredador de ootecas de *Bootettix argentatus Bruner* (Orthoptera: Acrididae) y Lozano-Gutiérrez y España-Luna (2006,2009) en ootecas de *Brachysfola spp.*

Rodriguez-Leyva *et al*., (2012), reportan en un estudio llevado a cabo con *Bothrideres cactophagi* (Coleoptera: Brothrideridae), parasitoide del picudo del nopal en México, que la especie *Bothrideres cactophagi,* se presentó sobre larvas de *Metamasius validus*, y se ha registrado que las especies de este género atacan larvas y pupas de *Brupestido chrysobothris*, el cerambicido Elaphidionoides (Philips y Ivie, 2002).

2.12. Control biológico

El término Control Biológico se refiere, por un lado, al fenómeno natural que consiste en la regulación del número de plantas y animales por medio de enemigos naturales (parásitos, predadores y patógenos). Por otro lado, el control aplicado de plagas es una técnica que incluye la manipulación de esos agentes naturales por el hombre para reducir las pérdidas en agricultura, forestación o productos comerciales (Bennett, 1990).

De acuerdo con Huffaker (1985), la premisa del control biológico descansa en que bajo ciertas circunstancias, muchas poblaciones son llevadas a bajas densidades por sus enemigos naturales. Este efecto se origina de la interacción de ambas poblaciones (plaga y enemigo natural), lo cual implica una supresión del tipo denso-dependiente que se traduce en el mantenimiento de ambas poblaciones en equilibrio. Bajo este concepto la población del enemigo natural depende a su vez

de la población de la plaga; es decir, la interacción de poblaciones significa una regulación y no un control (Summy y French, 1988; Rodríguez del Bosque, 1991).

En conclusión el Control Biológico se considera natural, cuando se refiere a la acción de los enemigos biológicos, sin la intervención del hombre; y se le denomina artificial o aplicado cuando es manipulado por el hombre (Pacora, 1979).

2.13. Insectos dañinos y benéficos

Hasta el presente, se conoce más de un millón de especies de insectos distribuidas en todo el mundo. De esta enorme diversidad, se estima que en los agroecosistemas únicamente el 3% de las especies se comporta como plaga y el 97% está integrado por fauna auxiliar, de la cual, el 35% está representado por enemigos naturales de las plagas, entre los que destacan diversas especies de insectos depredadores y parasitoides, y el 62% restante lleva a cabo otras funciones. En contraste, el mayor porcentaje de información disponible se relaciona con las especies plaga, debido a que en el concepto tradicional de control, las plagas representan el objeto principal de conocimiento.

Hay muchos insectos benéficos a nivel mundial, pero solamente hay algunos que son enemigos naturales de plagas. Los enemigos naturales más comunes de encontrar son: mariquitas o tortolitas (Coleoptera: coccinellidae), crisopas (Neutoptera: Chrysopidae), antocóridos (*Orius*), ligaéidos, sírfidos, avispas de agallas, hormigas, avispas parasíticas, moscas parasíticas y ácaros depredadores.

La importancia relativa varía de acuerdo con cada insecto plaga, el hábitat y la estación o época del año (Metcalf y Flint, 1965).

2.13.1. Orden Hymenoptera

Por ejemplo en el Orden Hymenoptera, los dos taxones con mayor número de parasitoides utilizados en el control biológico de plagas son la Superfamilia Ichneumonoidea y Chalcidoidea, la primera familia incluye a las familias Braconidae e Ichneumonidae, que presentan un gran número de especies con un amplio rango de hospederos y ciclos biológicos. Sin embargo, los géneros y especies con éxito en el control biológico de plagas están restringidos dentro de estas dos familias. En los bracónicos, el éxito se basa en la lucha contra los lepidópteros, mientras que en los icneumónidos se centra en la lucha contra los himenópteros.

En la subfamilia Ichneumoninae, algunas especies útiles como aplicación en el control biológico de plagas agrícolas son: *Ichneumon rudis* parasitoides de crisálidas del pino (*Thaumetopoea pityocampa Denis* y Schiffermüller), e *Ichneumon disparis* especie que parasita distintas orugas de encinos, robles, pinos, abetos y sauces (Debach, 1974). Dentro de la subfamilia Pimplinae destaca la especie *Pimpla rufipes* que parasita a las orugas del tortricido de las encinas (*Tortrix viridana* L.), la lagarta peluda y la lagarta rayada o falsa lagarta *Lymantria dispar* y *malacosoma neustria*, se trata entonces de un parasitoide de importancia forestal y es considerada una especie sumamente benéfica (Alomar *et al.,* 2002).

En la subfamilia Ophioninae se encuentran especies de elevado interés desde el punto de vista agrario y forestal al parasitar orugas de lepidópteros y larvas de coleópteros e himenópteros fitófagos. La especie *Ophion luteos* actúa sobre diversas orugas como *D. pini, Cerura vinicula* o *Lasiocampa quercus* (Alfaro, 2005). Dentro de los braconidos, cabría destacar una serie de subfamilias por su importancia como especies benéficas en el control de plagas, una de ellas es la subfamilia Aphidiinae, es tal vez una de las más importantes debido a que los afidiinos son endoparasitoides cenobiontes solitarios de ninfas y adultos de la superfamilia Aphidoidea. Una plaga procedente de Europa y que causa graves daños en zonas donde ha sido introducida como América y África es el pulgón de la alfalfa *Acyrtosiphon pisum*, la cual está muy controlado por afidiios, en especial por la especie *Aphidius ervi* (Gabarra *et al*., 1999).

Otra superfamilia aunque de menor importancia numérica, pero que contiene los grupos más relevantes para el control biológico de plagas es la Chalcidoidea. Esta superfamilia contiene numerosas familias con representantes parasitoides, pero hay que destacar por su importancia agroforestal las siguientes: Pteromalidae, Encyrtidae, Aphelinidae, Eulophidae, Trichogrammatidae y Mymaridae (Navarro, 1908).

En la familia Pteromalidae, se halla la subfamilia Spalangiinae, su único genero *Spalangia* Latreille son parasitoides de dípteros ciclorrafos, especialmente de las familias Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tephritidae, entre esta subfamilia destacan las especies *Spalangia cameroni* y *Spalangia endius* que han

sido utilizadas ampliamente en el control biológico de las moscas comunes, como la *Musca domestica*. Asimismo, la familia Aphelinidae es el grupo de calcidoideos más importante en programas de control biológico, junto con los Encyrtida, la mayoría son parasitoides de hemípteros, el género Encarsia perteneciente a esta familia parasita fundamentalmente la superfamilia Aleyrodoidea, aunque también puede actuar sobre algunos Coccoidea, la especie más importante es *E. formosa* y se utiliza mundialmente para el control comercial de moscas blancas en invernaderos principalmente de tomate pepino y fresa.

La familia Eulophidae está formada mayoritariamente por parasitoides primarios de larvas ocultas, especialmente minadoras, las especies más conocidas atacan lepidópteros, pero también pueden parasitar larvas de otros insectos que viven en similares situaciones como los Agromyzidae, Tenthredinidae y Curculionidae. Dentro de esta familia se encuentra un gran número de especies benéficas utilizadas en programas de control biológico, como *Diglyphus isaea*. Esta especie es un ectoparasitoide muy eficaz de larvas del díptero minador de hojas *Liriomyza trifolii* (Blom, 2002).

Los Trichogrammatidae están formados por insectos minúsculos, el género más importante es *Trichogramma*, con todas las especies parasitoides de huevos de insectos, principalmente de lepidópteros pero también de dípteros, coleópteros, neurópteros e himenópteros. La especie más importante es *T. evanescens* que parasita sobre el noctuido plaga *H. armigera* (Urquijo, 1946).

2.13.2. Orden Díptera

El Orden díptera es el segundo grupo de parasitoides más importante. Se estima que los parasitoides en este orden están en torno a las 16.000 especies y que este número supone el 20% del número total de especies con este estilo de vida. Dentro del suborden Brachycera Cyclorrhapha, la sección Schizophora Calyptrate contiene el mayor número de especies parasitoides, y dentro de ésta, la familia Tachinidae es la más importante y está compuesta exclusivamente por especies parasitoides (Pape, 1996).

Estos parasitoides infestan principalmente orugas de lepidópteros y coleópteros en fase adulta o larvaria, si bien otros se han especializado en heterópteros, ortópteros, dermápteros y dípteros, e incluso alguna especie puede atacar a quilópodos. De acuerdo a pape (1996) *Compsilura concinnata* Meigen (Diptera:Tachinidae) es un ejemplo de taquinido generalista capaz de parasitar 200 especies distribuidas en 25 familias pertenecientes a cuatro órdenes distintos (Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera (Curculionidae) y Dermaptera), destacando las familias del orden Lepidoptera, Pyraliidae, Oecophoridae y Noctuidae con especies plaga como *Lymandria dispar* Linnaeus (Lepidóptero: Lymantriidae), Trichoplusia, Heliotis spp. (Lepidóptero: Noctuidae).

La familia Sarcophagidae es otra sección de estos parasitoides y es la segunda en importancia numérica. La mayoría de sus individuos se desarrollan en carne en descomposición. Sin embargo, también se han aislado parasitando a ortópteros, lepidópteros, arácnidos, moluscos, caracoles terrestres, anfibios, lombrices de

tierra y coleópteros de la familia Scarabaeinae (Pape, 1996). Este grupo es crucial para el desarrollo de este trabajo de tesis y se retomará más adelante.

2.13.3. Orden Coleóptera

A pesar del número tan elevado de especies dentro del orden Coleoptera, tan sólo un pequeño número de familias contiene especies parasitoides. La morfología corporal de este grupo implica que existan diferencias en la forma de parasitar con respecto a otros órdenes: los coleópteros carecen de la capacidad de maniobra en vuelo típica de los himenópteros y dípteros (Rivera *et al*., 1999).

En la familia Carabidae, aproximadamente 500 especies exhiben hábitos parasitoides. La mayoría son ectoparasitoides de insectos que viven en el suelo. Dentro de este grupo destaca el género Lebia Latreille. El adulto de *Lebia grandis* Say (Coleoptera: Carabidae) se alimenta de huevos y larvas del escarabajo de la patata *Leptinotarsa decemliata*, esta especie se considera muy importante benéficamente en Norteamérica, de donde es originaria (Rivera *et al*., 1999).

Dentro de la familia Staphylinidae, la subfamilia Aleocharinae contiene a una especie de parasitoide más estudiada *Aleochara bilineata* que juega un papel importante en el control de algunas plagas de dípteros como *Delia* spp, el adulto se comporta como depredador, mientras que la larva actúa como parasitoide de pupas al utilizar un único hospedero para su desarrollo. Sin embargo, algunos coleópteros son predadores, la mayoría de los coleópteros o escarabajos predadores y pertenecen a las familias Carabidae, Cicindellidae y Coccinellidae (Smitley, 1996).

Los carábidos y cicindélidos son escarabajos grandes a medianos, muy agresivos, voraces, y zoófagos; caminan rápidamente en el suelo y por lo general no suben a las plantas. Durante el arado del suelo estos escarabajos se presentan en gran número devorando larvas y pupas de insectos que quedan al descubierto (Erwin, 1990).

Los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae) son larvas de escarabajos de régimen fitófago que cumplen la mayor parte de su ciclo de vida en el suelo. Estas larvas producen grandes daños en las raíces de las plantas por la acción de sus mandíbulas, motivo por el cual son consideradas una importante plaga de los cultivos comerciales y áreas verdes de recreación en diferentes partes del mundo (Ali y Harivandi 1987; Cherry y Schueneman, 1998; Cranshaw y Zimmerman, 1998; Crutchfield y Potter, 1995; Potter, 1998; Redmond y Potter, 2010; Salvadori, 1997).

2.13.4. Orden Neuroptera

El orden Neuroptera contiene especies que son fundamentalmente depredadoras tanto en el estado adulto como en el de larva. Sin embargo, en la familia Mantispidae se puede encontrar larvas que son parasitoides dentro de los ovisacos de arañas de las familias Gnaphosidae, Clubionidae, Thomisidae, Lycosidae y Pisauridae (Viñuela *et al*.,1992).

2.13.5. Orden Lepidoptera

Los lepidópteros se consideran fundamentalmente fitófagos. No obstante, algunas orugas son depredadoras de cochinillas y de otros hemípteros, y otras, como las pertenecientes a la familia Epipyropidae, son ectoparasitoides de hemípteros pertenecientes a la familia Fulgoridae que pueden causar daños en cosechas además de ser vectores de virus, bacterias o fitoplasmas (Viñuela *et al*., 1992).

2.13.6. Orden Trichoptera

El descubrimiento de especies parasitoides dentro de este orden es relativamente reciente, el parasitismo en este orden parece estar enfocado al género *Orthotrichia*, aunque muchas de sus especies carecen de interés comercial (Viñuela *et al*., 1992).

Retomando el caso de los Sarcophagidae, el primer caso de ataque a coleopteros fue el reportado en el estado de Morelos, donde se determinó que la especie *Blaesoxipha alcedo (Diptera: Sarcophagidae: Sarcophaginae)* parasita a especies de coleópteros como *Canthon pilularium* y *Copris incertus* (Bartlett, 1939). El reporte más reciente de parasitoides en los Scarabaeinae es el caso del escarabajo necrófago *Canthon cyanellus cyanellus* que habita en los bosques tropicales de México (Ortiz-Domínguez y Favila, 2011).

En un estudio realizado por Ortiz-Domínguez y Favila (2014), referente a la evaluación de la tasa de infestación de *Blaesoxipha alcedo* en el escarabajo rodador carroñero *Canthon cyanellus cyanellus* y comportamiento reproductivo en la región de Papantla, Veracruz, se determinó que *Blaesoxipha alcedo* llegan a parasitar hasta el 50% de los ejemplares colectados de *C. c. cyanellus* en campo (véase más adelante).

III.- OBJETIVOS

3.1. Objetivo general:

Evaluar la biología básica de *Blaesoxipha alcedo* (Diptera: Sarcophaginae), parasitoide del escarabajo necrófago *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte.

3.2. Objetivos particulares:

- Evaluar la indicencia de parasitismo en diferentes localidades en la región norte de Veracruz de poblaciones de *C. c. cyanellus* parasitadas por *Blaesoxipha alcedo*.
- Determinar el mecanismo que el parasitoide *B. alcedo* ha desarrollado para infestar el escarabajo rodador *C. cyanellus cyanellus.*
- Evaluar la respuesta de aceptación de individuos parasitados frente a escarabajos sanos y si es posible que los escarabajos parasitados puedan reproducirse.
- Describir la biología básica de *B. alcedo* con énfasis en los estados larvales.
- Efectuar un estudio de microscopia electrónica de los estadios larvales de *B. alcedo*.
- Realizar una descripción de la genitalia del macho y la hembra de *B. alcedo.*

IV.- ÁREA DE ESTUDIO

4.1 Tuxpan

Los escarabajos se colectaron en el municipio de Tuxpan, que se localiza en el Norte del Estado de Veracruz (20°57′46″ N, 97°24′01″ O) a 10 m snm, dentro de la región conocida como “la Huasteca Baja” (Fig. 1). El municipio de Tuxpan cuenta con una superficie total de 1,061.90 km² y está constituido por 43 congregaciones, 41 rancherías y 1 poblado. Colinda al norte con el municipio de Tamiahua, al poniente con el municipio de Temapache, al sur con los municipios de Tihuatlán y Cazones de Herrera, y al oriente con el Golfo de México. EL municipio es atravesado de poniente a oriente por el caudal del río Tuxpan para desembocar en el Golfo de México.

El municipio presenta un clima A(w), que corresponde a un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano de acuerdo al sistema de Köppen modificado por García (1981). La temperatura media anual es de 24.9 °C, siendo enero el mes más frío y junio el mes más caluroso. La precipitación media anual es de 1, 241 milímetros, presentándose la época seca de Noviembre a Mayo y la lluviosa de Junio a Octubre (Gobierno del Estado, 2010).

La vegetación original en municipio de Tuxpan fue bosque alto tropical perennifolio, donde se encuentran árboles como el encino, el fresno, sauce (*Salix alba)*, álamo (*Populus alba*) y predomina el chicozapote (*Manilkara sapota)* y la caoba (*Swietenia macrophylla*). En estas regiones se explotó caoba y chicle. Esta vegetación ha sido reducida drásticamente por las actividades ganaderas, y el

paisaje actual es un mar de pastizales con pequeñas islas de vegetación original (Gobierno del Estado, 2010).

La fauna silvestre en el municipio está representada por una gran variedad de animales, entre los que se encuentran el conejo (O*ryctolagus cuniculus*), armadillo (*Dasypus novemcinctus*), mapache (*Procyon lotor*), tejón (*Memes meles*), onza (*Felis pardalis*), codorniz (*Coturnix coturnix*), víboras de coralillo (*Micruroides euryxanthus euryxanthus)*, mazacuate (*Boa constrictor*), cuatro narices o nauyaca (*Bothrops asper*) y chirrionera (*Masticophis mentivarius)*, así como una gran variedad de insectos. Las principales actividades económicas con que cuenta el municipio son: agricultura, ganadería, pesca e industria (SEMARNAT, 2010).

4.2 Tamiahua

El municipio de Tamiahua se encuentra ubicado en la región huasteca del norte de Veracruz entre las coordenadas 21° 06° y 21° 20° N y 97° 23´ y 97° 46 W a una altura de 10 metros sobre el nivel del mar. Limita al norte con Ozuluama de Mascareñas y Tampico Alto, Veracruz al este con el golfo de México. Al sur con Temapache y Tuxpan; al oeste con Tamalin, Chinampa de Gorostiza, Naranjos, Amatlan, Tancoco y Cerro Azul. Cuenta con una extensión territorial de 985.4 km^2, equivalente al 1.35 % del territorio estatal (SEGOB-INAFED, 2005).

4.3 Castillo de Teayo

El municipio de Castillo se encuentra ubicado en la región de la huasteca baja, del norte de Veracruz entre las coordenadas 20°45′00″ N y 97°38′00″ O es un municipio del estado mexicano de Veracruz. El municipio cuenta con una altura de 80 msnm. Limita al norte conTemapache, al sureste con Tihuatlán y al sur con el Estado de Puebla. Su distancia aproximada por carretera a la capital del estado es de 160 km. Su clima es cálido-regular con una temperatura promedio de 22°C; su precipitación pluvial media anual es de 1.552 mm (Gobierno del Estado, 2010.

4.4 Ojite

Ojite es una población perteneciente al municipio de Tuxpan, en el Estado de Veracruzde Ignacio de la Llave. Cuenta con 180 habitantes y se encuentra entre las coordenadas 20°57” 45.7 N y 097°31”35 O. Ojite se encuentra a 12 msnm (Gobierno del Estado, 2010).

4.5 La Fe

La Fe es una población perteneciente al municipio de Tuxpan, en el Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave y se encuentra entre las coordenadas 20°57.2“70N y 097 28.0”23 O. La Fe se encuentra a 40 msnm (Gobierno del Estado, 2010).

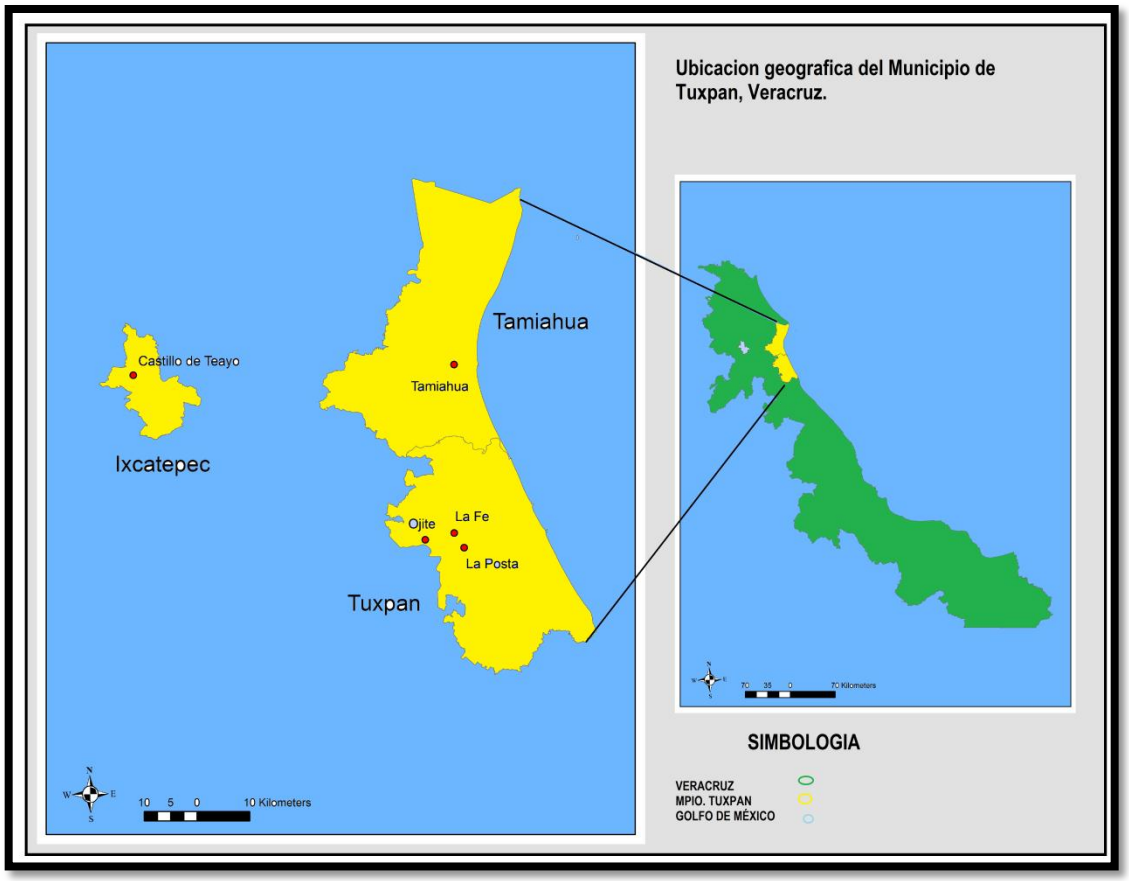

Figura 3. Localización del área de colecta de *Canthon cyanellus cyanellus* en diferentes localidades de la región Norte de Vercacruz.

V.- METODOLOGÍA

5.1. Colecta de escarabajos parasitados

Se colectaron especímenes de *C. cyanellus cyanellus* utilizando trampas pit-fall cebadas con calamar. Se colocaron 50 trampas que se levantaron a las 48 horas. Las colectas se llevaron a cabo en el Rancho la Fe, la Posta, localidad de Ojite, Castillo de Tello y Tamiahua (Fig. 1). Los escarabajos se llevaron al Laboratorio de Preservación y Conservación de Ecosistemas (área de zoología) de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Veracruzana (Tuxpan).

Los especímenes recolectados se mantuvieron en condiciones de laboratorio (27±1°C, 70% ± 10% de humedad relativa, con un fotoperíodo de 12L: 12D) en recipientes de plástico (9x9x9) con 2.5 cm de suelo estéril y se alimentaron con trozos de pescado cada tercer día hasta la realización de las pruebas de comportamiento frente a especímenes de edad y estado reproductivo conocido, eclosionados en condiciones de laboratorio. Todas las pruebas de comportamiento se realizaron de 9:00 a 13:00 h, que es el período de mayor actividad de *C. cyanellus cyanellus* (Favila y Díaz, 1996). Se colectaron un total de 76 especímenes parasitados de *C.c. cyanellus*, de los cuales 17 individuos estuvieron parasitados.

5.2. Videograbaciones en campo para determinar el modo de infestación de *Blaesoxipha alcedo* sobre *C. cyanellus cyanellus*

Se realizaron videograbaciones de campo, en el rancho la Posta, durante un mes y medio con el fin observar el mecanismo de infestación de *Blaesoxipha alcedo*

sobre *C. cyanellus cyanellus.* Esta instalación pertenece a la Universidad Veracruzana. Las grabaciones se llevaron a cabo con una cámara de video de alta definición marca SONY, utilizando un trozo de calamar dentro de una caja de petri como atrayente de *C. cyanellus cyanellus* y de las moscas adultas de *B. alcedo*, con el objetivo de evaluar el comportamiento de los parasitoides ante los escarabajos. Cada día las grabaciones se realizaron de 9:00 AM a 14:00 PM, que es el periodo de mayor actividad de los escarabajos. Cada día se grabó un total de 3 horas.

5.3. Cría de *C. cyanellus cyanellus* en condiciones de laboratorio y efecto del parasitismo de *B. alcedo* en el reconocimiento sexual de *C. cyanellus Cyanellus*

Antes del inicio del experimento, se colectaron especímenes de *C. cyanellus cyanellus* en el rancho la Fe. En el laboratorio se limpiaron y colocaron a nidificar en parejas machos-hembra para su reproducción, siguiendo el método de Favila (1993). Las parejas se colocaron en botes de plásticos de medio litro con tierra estéril y se alimentaron cada dos días con un trozo de pescado. De esta forma se obtuvieron crías no infestadas por el parasitoide de edad y estado reproductivo conocido para las pruebas conductuales.

Un individuo macho o hembra proveniente de campo, que se diagnosticó preliminarmente como parasitado debido a la presencia de una cicatriz en el integumento del escarabajo, se colocó frente a un individuo virgen de sexo contrario y sexualmente maduro, emergido en condiciones de laboratorio en una cámara de observación. La cámara de observación consistió en una caja de Petri

(10 cm diámetro,) con papel filtro en el fondo y una bola de carne molida de res de 0.5 g el centro. Se registró el comportamiento del escarabajo parasitado durante 10 minutos y se evaluó la respuesta de aceptación o rechazo de su pareja. La aceptación se consideró cuando el escarabajo parasitado, rodó la bola de alimento en forma cooperativa. Mientras que el rechazo se consideró cuando el individuo no aceptó rodar la bola de alimento con la pareja potencial e incluso luchó por la posesión de la bola de alimento (Ortiz Domínguez *et al*., 2006).

5.4. Obtención de *B. alcedo* en condiciones de laboratorio

Para la obtención de larvas de *B. alcedo* se revisó el integumento de los escarabajos colectados en campo con un estereomicroscopio con la finalidad de observar la presencia de una cicatriz en el integumento del mismo; ésta cicatriz ha sido asociado a la presencia de parasitoides (Ortiz-Domínguez y Favila, 2014). Los ejemplares seleccionados fueron colocados en cajas de Petri y se mantuvieron en las mismas hasta la eclosión de las larvas. Una vez que las larvas de tercer estadio del parasitoide mataron al huésped y emergieron por el pigidio de los escarabajos, fueron colocadas en jaulas de plástico (20 x 15 cm) cubiertas con malla mosquitera para que puparan y eclosionarán a adultos. Los adultos fueron alimentados con agua, fruta y carne molida de res hasta la realización de las pruebas conductuales.

5.5. Obtención de larvas de *Blaesoxipha alcedo* y preparación para observación bajo microscopio electrónico de barrido (MEB)

En un estudio previo (Ortiz Domínguez *et al*. 2006), se seleccionaron seis escarabajos parasitados que fueron diseccionados y las larvas de *B. alcedo* fueron fijadas en solución KAAD. Para evitar la deformación y preservar a los organismos, después se fijarón en alcohol al 70%. La solución KAAD está formada por 1 parte de queroseno, 2 partes de ácido acético glacial, de 7 a 10 partes de alcohol etílico al 80% y 1 parte de dioxano. Las larvas que se obtuvieron fueron: una de primer estadio, tres de segundo estadio y dos de tercer estadio. Las larvas de tercer estadio que completaron su desarrollo dentro del escarabajo cuando lo mataron, emergieron a través de la placa pigidial.

Se empleó un microscopio electrónico de barrido marca JOEL, modelo JSM 5600V, del Instituto de Ecología AC., Xalapa, Veracruz, para obtener las imágenes por estado de desarrollo, las larvas se fijaron con formaldehído al 4% durante 24 horas y luego se deshidrataron en una serie de concentración ascendente de acetona (70, 80, 90 y 100%). Las larvas fueron colocadas durante 10 minutos en cada concentración. Las muestras se secaron mediante punto crítico y bajo vacío, para después cubrirse con oro paladio para finalmente ser observadas en el MEB (modificado de Rocha *et al.* 2011).

5.6. Extracción de la terminalia de *Blaesoxipha alcedo*

Para este estudio se realizaron disecciones de adultos a partir del segmento o terguito 9 de donde se extrajo la terminalia (genitalia) de los individuos. La

genitalia fue diafanizada en solución acuosa de hidróxido de potasio (KOH) al 10% y se calentó en un baño de agua durante aproximadamente cinco minutos y se pasó por un minuto a través de la siguiente secuencia: agua destilada, ácido acético al 50%, agua destilada y etanol de 96º.

La genitalia fue trasladada a una caja petri que contenía glicerina no hidratada, protegida por una hoja en la cubierta. Se obtuvieron dibujos de la genitalia utilizando un microscopio estereoscópico y un microscopio óptico equipado con cámara clara. Al final del estudio, cada muestra se colocó en un pequeño tubo de plástico que contenía glicerina y que fue fijada a su respectivo espécimen.

La terminología utilizada para la estructura general de la genitalia fue la de Mcalpine (1981), para las estructuras del edeagos se utilizó la terminología utilizada por Lopes y Tibana (1987), excepto para los estilos laterales en los que se utilizó la terminología utilizados por Mello-Patiu y Pape (2000). El material utilizado en este estudio fue identificado en el Museo Nacional de Río de Janeiro (MNRJ), perteneciente a la Universidad Federal de Río de Janeiro, Brasil.

5.7. Análisis de datos

La información se incorporó en una base de datos que nos permitió tener información actualizada y disponible.

Correlación de Pearson

Para evaluar la correlación entre variables se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson, pensado para variables cuantitativas (escala mínima de intervalo),

que es un índice que mide el grado de covariación entre distintas variables relacionadas linealmente. Este índice, es de fácil ejecución e, igualmente, de fácil interpretación, las variables evaluadas fueron peso-largo de pupas y peso- ancho pupas y largo-ancho de pupas de *Blaesoxipha alcedo.*

VI.- RESULTADOS

6.1. Número de registro de parasitismo en el norte de Veracruz

Del total de los ejemplares colectados, el sitio que presento una mayor incidencia de parasitismo fue la localidad de Ojite con un total de 28 individuos parasitados, mientras que la localidad de Castillo de Teallo fue inferior en cuanto a parasitismo con un solo individuo (Figura 4).

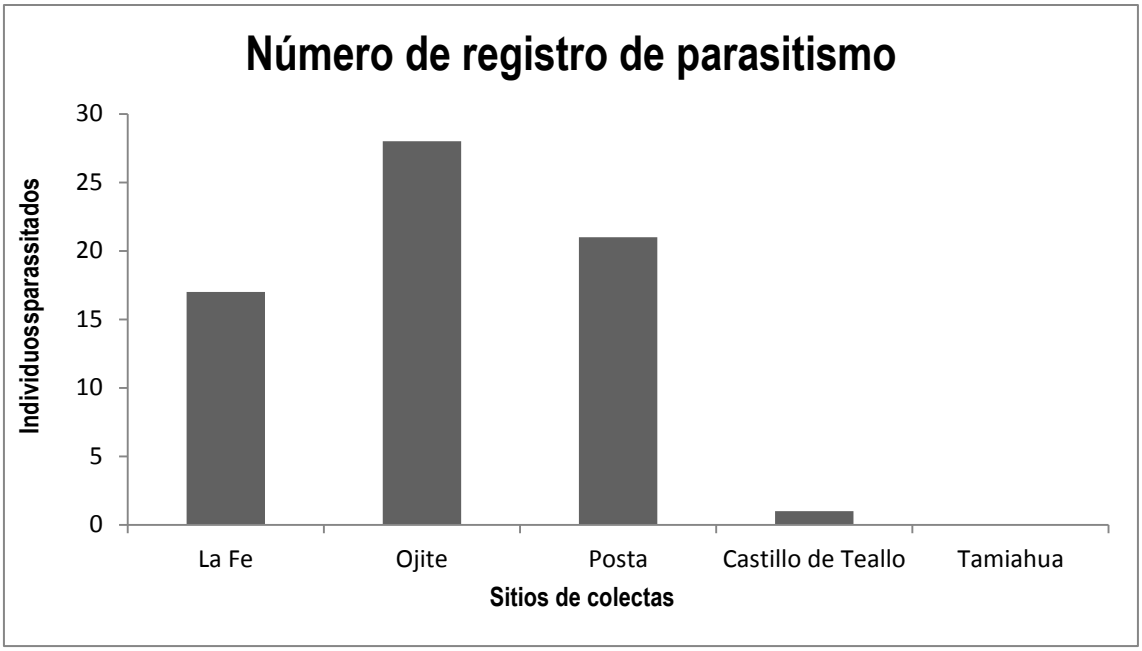

Figura 4. Número de registro de *Blaesoxipha alcedo* en diferentes sitios de colectas, realizadas en el municipio de Tuxpan, Veracruz.

6.2. Determinación del mecanismo de infestación por el parasitoide *Blaesoxipha alcedo* ha desarrollado para infestar el escarabajo rodador *Canthon cyanellus cyanellus*

Para cumplir con el objetivo numero dos de este trabajo, después de haber realizado 25 videograbaciones durante un mes y medio (75 horas aproximadamente) y observar interacciones que desplegaba el parasitoide *B. alcedo* sobre el cuerpo del escarabajo donde se posaba por varios minutos, no se pudo encontrar el mecanismo de infestación que *Blaesoxipha alcedo* desarrolla en el escarabajo *Canthon cyanellus cyanellus.* Por lo tanto, se necesita una metodología diferente para lograr el objetivo planteado.

6.3. Respuesta de aceptación de escarabajos parasitados

El cuadro 1 muestra que de los 76 escarabajos evaluados en relación a las pruebas conductuales (hembras =38 y machos=38), se encontraron 17 especímenes de campo parasitados (hembras = 8 y machos= 9). El porcentaje de hembras parasitadas fue del 21.05% y 23.68% en machos. De las 8 hembras parasitadas que fueron puestas a nidificar con individuos de sexo contrario criados en condiciones de laboratorio, solo una pareja elaboró una bola nido, lo mismo ocurrió para los 9 machos parasitados puestos a nidificar con individuos del sexo opuesto criados en laboratorio (bola nido=1), sin embargo, en ninguna de las dos bolas que se generaron hubo eclosión de individuos de *C.cyanellus cyanellus*.

Cuadro 2. Tabla de frecuencias para individuos parasitados en relación a las pruebas conductuales efectuadas.

Sexo	Probados	Frecuencia parasitados	Parasitados %	Cooperaron	Nidificaron
Hembra	38	8	21	0	1
Macho	38	9	24	0	1
Total	76	17		0	2

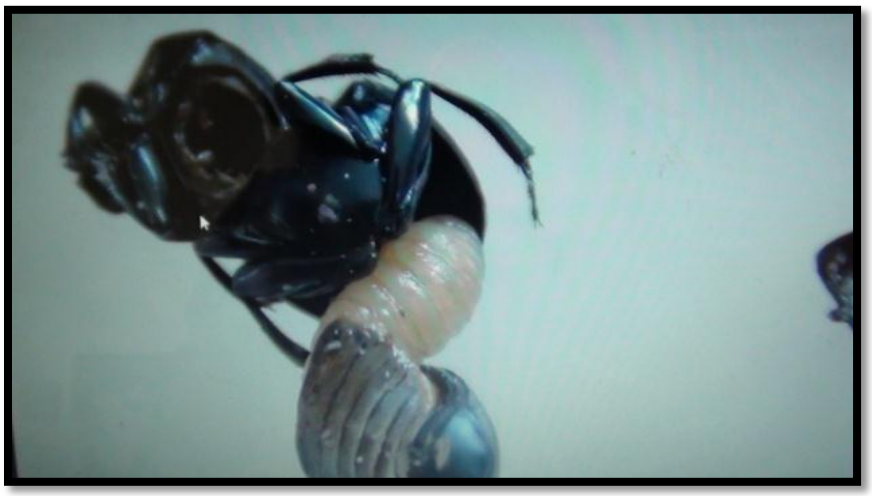

Figura 5. Larva de tercer estadio eclosionando del cuerpo de *Canthon cyanellus cyanellus.*

El cuadro 3 muestra que los escarabajos parasitados (100%) mostraron un comportamiento no cooperativo (evitación y combate) frente a los escarabajos de sexo contrario no parasitados emergidos en condiciones de laboratorio (prueba exacta de Fisher, ($P<<0.0001$). Asimismo, un porcentaje alto de escarabajos rechazados (38%) no estaban parasitados. Sin embargo se desconocia la edad de los especímenes y este es un factor limitante en el

Cuadro 3. Tabla de contingencia que muestra el número de escarabajos parasitados y no parasitados que fueron aceptados y rechazados por sus compañeros de sexo contrario.

	Aceptados	**Rechazados**
Parasitados	0	17
No parasitados	37	22

6.4. Datos biológicos de *Blaesoxipha alcedo* en laboratorio

Las larvas de tercer estadio de *B. alcedo* (N=17) eclosionadas en laboratorio tuvieron un peso promedio de *0.02963 ± 0.009159*. Estas larvas pasaron a fase de pupa a los dos días de haber emergido. Las pupas tuvieron un peso $\bar{x}$ **=** *0.02328 ± 0.010982.* Los adultos emergieron de las pupas en un tiempo aproximado de 7días, y la sobrevivencia de los adultos fue de aproximadamente 14 días, periodo en el que fueron alimentados con proteína, azúcar humedecida y fruta (plátano).

6.5. Correlaciones de la biología básica de *B. alcedo*

El peso y largo de las pupas muestran una relación estadísticamente significativa con un coeficiente de correlación= 0.697822 con un nivel de confianza del 95%, lo que indica que existe una relación positiva entre ambas variables. Lo anterior explica que al aumentar el peso aumenta el largo entre las pupas de *B. alcedo* (Figura 4).

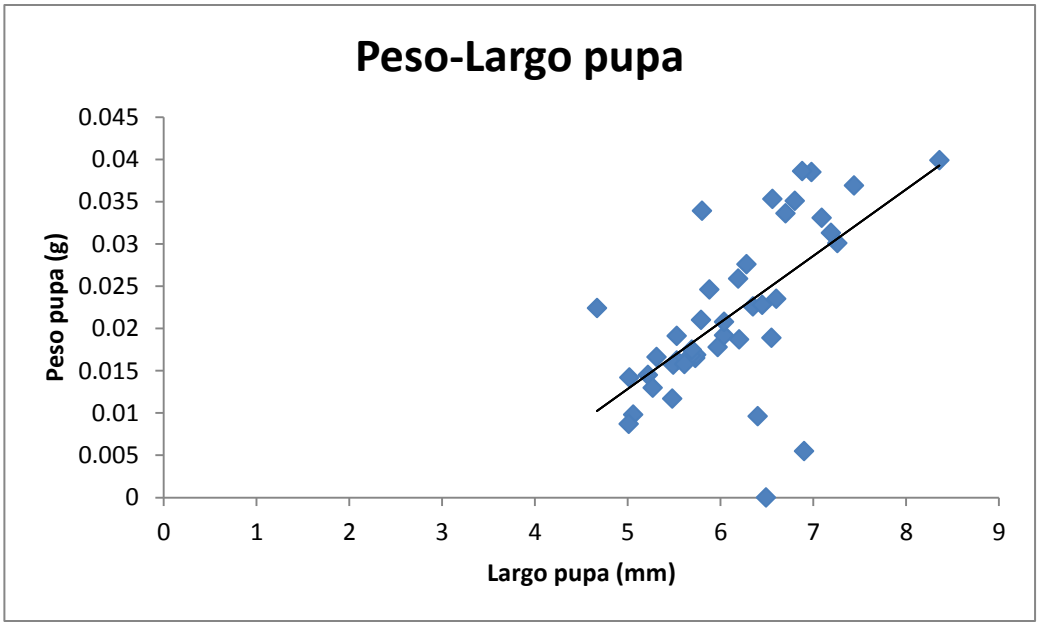

Figura 6. Relación entre el peso de pupa con respecto a largo pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*.

6.6. Correlación de las variables peso y ancho de pupas de *B.alcedo*

El peso y ancho de las pupas mostraron una relación estadísticamente significativa alta con un coeficiente de correlación= 0.697041 con un nivel de confianza del 95%. Lo que indica una relación positiva entre las variables (Figura 5).

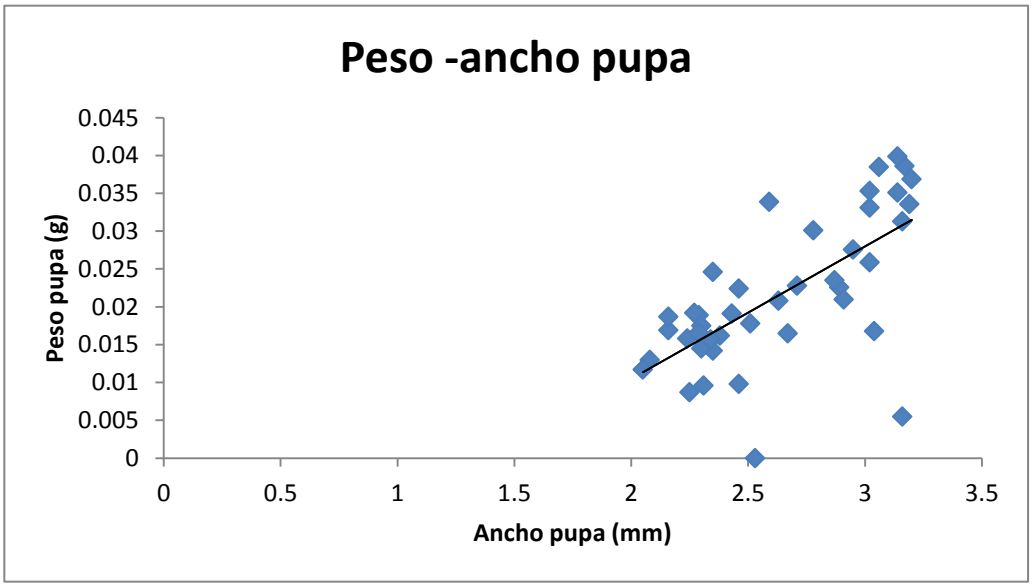

Figura 7. Relación entre el peso de pupa con respecto al ancho de pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*.

6.7. Correlación de las variables peso y ancho de pupas de *B.alcedo*

El peso y ancho de las pupas mostraron una relación estadísticamente significativa alta con un coeficiente de correlación= 0.713823 con un nivel de confianza del 95%. Lo que indica una relación positiva entre las variables (Figura 6).

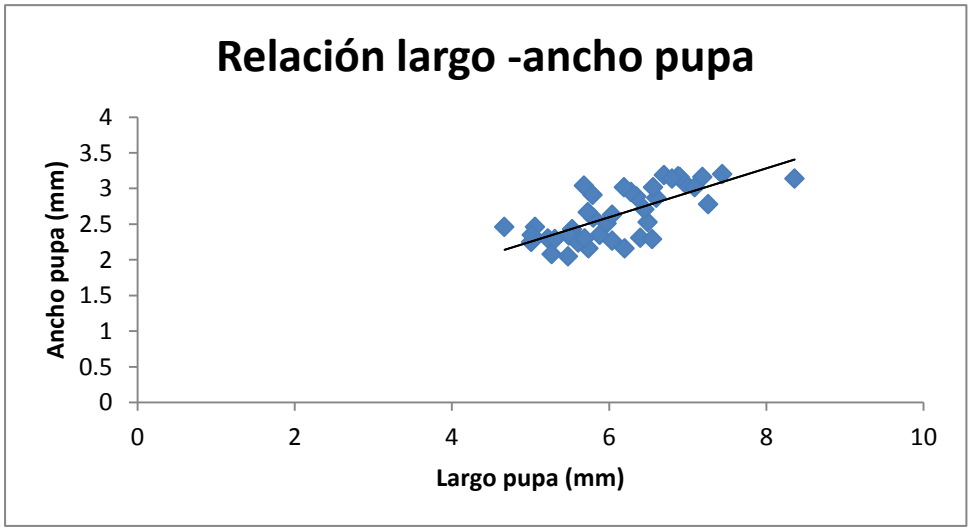

Figura 8. Relación entre el ancho de pupa con respecto al largo de pupa del parasitoide *Blaesoxipha alcedo*.

El 21% del peso total promedio de los escarabajos parasitados correspondió al peso promedio de la larva del parasitoide (Fig. 6).

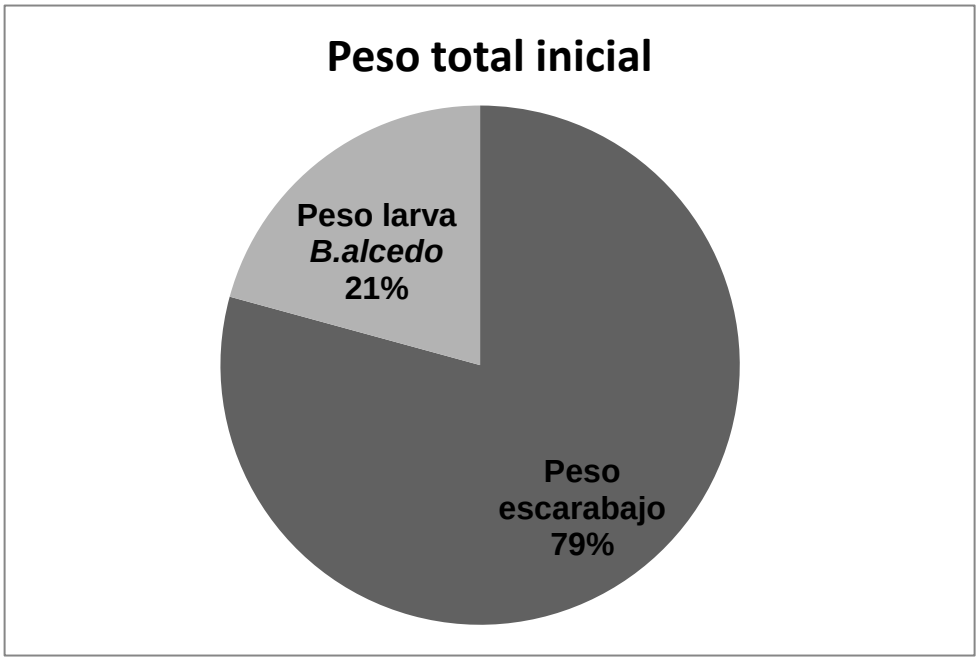

Figura 9. Peso larva de *B. alcedo* ($\bar{x}$= *0.02963* ± *0.009159*) con respecto al peso inicial de los escarabajos parasitados (*$\bar{x}$= 0.105194* ± *0.0225566*) de *C. cyanellus cyanellus* colectados en la región de Tuxpan, Veracruz.

6.8. Microscopia electrónica de barrido (MEB) de la larva de *B. alcedo*

Blaesoxipha alcedo es un parasitoide que presenta 3 estadios larvarios que se desarrollan dentro del huésped atacado. La mayoría de los caracteres anatómicos larvales aparecen desde el primer estadio. El requerimiento de oxígeno de larvas de estas moscas, se logra por medio de un embudo respiratorio en el extremo posterior del cuerpo de la larva, que, muy probablemente se adhiere al tubo traqueal del huésped. La larva es apoda, amarillo-blanquecina desde el primer estadio, intensificándose el color amarillo a medida que crece (Figura 10).

Figura 10. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*

Primer estadio

Presenta una longitud máxima de 0,053 mm, anchura máxima de 0,1.0 mm, y es de color crema. La larva es alargada, sub-cilíndrica en sección transversal, ligeramente achatada dorsoventralmente; su región anterior es contundente y la posterior truncada. Las larvas de primer estadio pueden ser reconocidas por la falta de espiráculos anterior y espiráculos posteriores simples. Estos últimos están representados por dos aberturas simples en la pared del cuerpo, visibles sólo con microscopio (figura 11).

Figura 11. Larva de primer estadio de *Blaesoxipha alcedo* observado desde el MEB.

Segundo estadio

Este es un estado en el que solo hay ganancia de peso y talla con respecto al primer estadio, alcanza una talla máxima de dos milímetros (figura 12a) y en este estado larval empieza a presentarse los ganchos cefálicos (figura 12b).

Figura 12a. Segundo estadio larval de B. alceddo. Vista dorsal observada desde el MEB.

Figura 12b. Segundo estadio larval de *B. alcedo*. Vista ventral de ganchos cefálicos observada desde el MEB.

Tercer estadio

Se divide en tres partes: Pseudocephalon. Tórax y abdomen

El Pseudocephalon cuenta con un pequeño par de antenas dorsal y un par de palpos maxilares en posición ventral, cada palpus muestra dos sensilas (Figura 13). El Tórax está rodeado por una banda y dos espínulas puntiagudas, agrupadas en un número variable y generalmente más densamente dispuestas en la parte ventral. Segmentos con un anillo completo posterior afilado, espínulas puntiagudas de 5-9 con un anillo incompleto de espínulas puntiagudas dorsalmente, en el segmento 11 cuenta con un anillo completo de espínulas puntiagudas.

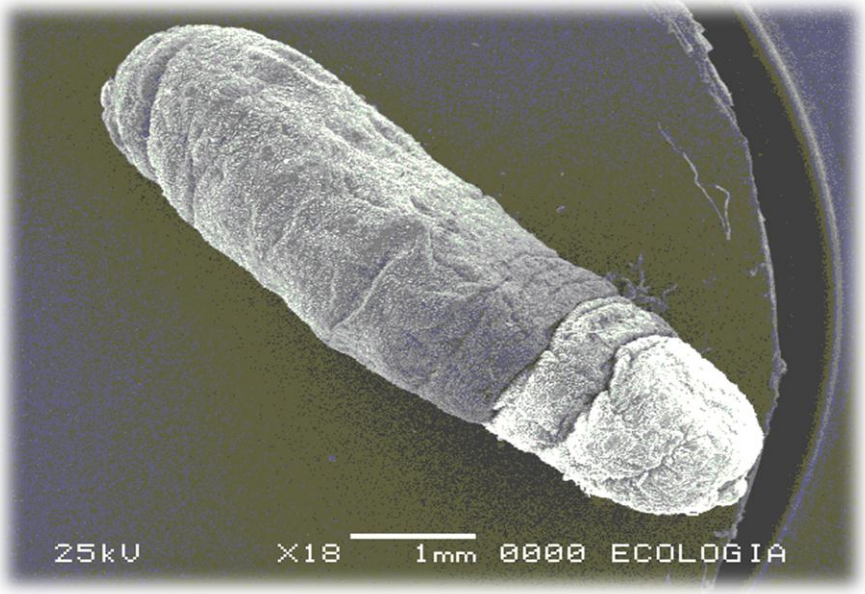

Figura 13. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*. Pceudocefalo observado desde el MEB

Abdomen

Segmentos abdominales presentes, espínulas puntiagudas, dirigidas tanto anterior como posteriormente. Las regiones entre bandas no muestran espínulas. Aunque todas las espínulas son puntiagudas, las que están situadas en los segmentos 2-4 y alrededor del atrio espiracular son ligeramente más delgadas (figura14).

Figura 14. Tercer estadio larval de *Blaesoxipha alcedo*. Vista abdominal observado desde el MEB.

Pupa

La pupa es libre y de color rojizo. Tiene forma sub-elíptica y presenta segmentos poco marcados. Las larvas cumplen el estado de pupa fuera del cuerpo del huésped, generalmente en el suelo. La duración de este período varía entre 2 a 4 días dependiendo tanto de la especie y de factores ambientales. El tiempo de desarrollo de la pupa fue de 2 días aproximadamente. Conforme se acercaba el momento de la emergencia del adulto, la pupa adquiría un color marrón intenso y con apariencia deshidratada; posteriormente, se observó en el cefalotórax un obscurecimiento en la cabeza, comprimido y muy señalado.

6.9. Descripción morfológica del adulto de *Blaesoxipha alcedo*

Alas presentes y bien desarrolladas, antenas compuestas de 5 o menos (generalmente 3) segmentos libremente articulados, algunas veces anuloso y frecuentemente provisto de un estilo o arista no muy plumosa, Mesonoto sin sutura en V.

Cabeza

La frente es la parte más estrecha, tiene cerdas verticales exteriores ligeramente más fuerte que las cerdas de las setas postoculares adyacentes. Seta genal es de color negro, setas postgenal de color blanco a excepción de la 4 y 5, presenta setas de color negro en posición anteroventral. Los palpos son de color marrón claro.

Tórax

Proanepisternum con algunas setas anterodorsalmente; acr = 4 +2, dc = 4, escutelo con 2 setas los marginales, discales; 1 y apicales: 1.

Patas

Trocánter posterior con una corta fila de 2 espinas posteromedianas. Tibia posterior sin setas posteroventral alargada.

Alas

Columna costal bien desarrollado.

Abdomen

Tergitos 1 2 y 3 sin cerdas marginales mediana, T4 con un par mediano, y T5 con una fila completa de cerdas marginales. T5 rojo en el margen posterior extremo.

Figura 15. Adulto en vida libre de *Blaesoxipha alcedo*

Terminalia macho

Terminalia color marrón, cerco dorsalmente algo hinchado en la base, corto y con un pequeño gancho apical. Stilus medio, sin setas omitidas no espinosas, largo de 7 a 8 mm (Figura 16).

Figura 16. Vista lateral derecha terminalia del macho de *Blaesoxipha alcedo*. Escala 1 mm.

Terminalia hembra

Terminalia al igual que el macho en la apariencia general y patrón del color igual que el abdomen color marrón, larvipositor modificado que sobresale horizontalmente (Figura 17).

Fig 17. Vista ventral terminalia de la hembra de *Blaesoxipha alcedo*. Escala 1 mm.

VII.- DISCUSIÓN

Este trabajo pone de manifiesto la importancia de los parasitoides y que el conocimiento del tema es aún muy escaso en la mayoría de los grupos taxonómicos. Así mismo, indica que el parasitoidismo dentro de la clase Insecta se ha observado en miembros pertenecientes a siete órdenes distintos: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Neuroptera y Strepsiptera. Durante el análisis se encontró que el orden Hymenoptera es el que presenta el mayor número de parasitoides y las superfamilia Ichneumonoidea y Chalcidoidea perteneciente a este orden son las que cuentan con parasitoides utilizados en control biológico clásico de plagas. Fernández y Sharkey (2006), sugieren que una de las razones por las cuales los himenópteros son un grupo tan rico en especies se debe a la capacidad que tienen de cruzarse con individuos muy cercanos debido a su baja "carga" de genes deletéreos lo que permite la endogamia.

El segundo orden son los dípteros, la familia más destacada son Tachinidae y Sarcophagidae, el primer grupo se considera la familia más importante y está compuesta de especies parasitoides; sin embargo, en la familia Sarcophagidae que es el segundo en importancia numérica no cuenta con suficientes estudios con respecto a sus especies parasitoides (Godfray, 1994).

En México se han desarrollado algunos estudios de control biológico natural (González –Villegas *et al*. 2004), de ecología y comportamiento (Felipe, 2003; Martínez- Martínez *et al*. 2005), además de los relacionados a la taxónoma de este

grupo (González, 1997; Sánchez *et al*. 1998 y 2003; Martínez, 1999; González *et al*. 2003; Coronado y Ruiz, 2004), los que enfatizan su importancia como agentes de control biológico y contribuyen al conocimiento de la diversidad de estos grupos y a la importancia de su papel en el equilibrio ambiental.

En relación a la distribución de *Blaesoxipha alcedo* (Diptera: Sarcophaginae), parasitoide del escarabajo necrófago *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, se encontró que de las cinco localidades (La Fe, Castillo de Teallo, Ojte, la Posta y Tamiahua), la que presento un mayor número de ejemplares parasitados fue Ojite. Sin embargo, en las demás localidades también se encontraron individuos de *C. c. caynellus* parasitados por *B. alcedo*. De esta forma, tomando en cuenta el estudio de Ortiz-Domínguez y Favila (2014) sobre la evaluación de la tasa de infestación de *Blaesoxipha alcedo* en *C. cyanellus cyanellus* en la región de Papantla, Veracruz, México, en donde se encontró que *B. alcedo* infesta a escarabajos del estiércol *C.cyanellus cyanellus* hasta en un 52 % podemos concluir que el parasitoidismo realizado por *B. alcedo* se está distribuyendo geográficamente en la parte norte del Estado de Veracruz. En colectas de *C. c. cyanellus* en otras regiones del país nunca se han encontrado ejemplares parasitados por *B. alcedo* (M.E. Favila com. pers.).

Con relación a la determinación del mecanismo de infestación que el parasitoide *Blaesoxipha alcedo* ha desarrollado para infestar el escarabajo rodador *C. cyanellus cyanellus,* no se pudo determinar dicho mecanismo posiblemente por las condiciones desfavorables para el parasitoide. Bartlett (1939), menciona que las

larvas de los parasitoides son capaces de penetrar en el tegumento del escarabajo en cualquier punto, pero la mayoría entran a través de las porciones más delgadas del abdomen. Por esa razón, en un futuro al realizar más estudios relacionados con este tema, se sugiere llevar a cabo una metodología mejor aplicada tanto en campo y condiciones de laboratorio, que permitan determinar el mecanismo de infestación del parasitoide al escarabajo.

En cuanto a la respuesta de aceptación de individuos parasitados a escarabajos sanos, se observó que cuando hay presencia del paraistoide en el escarabajo, el comportamiento de estos organismos se ve modificado. Los escarabajos parasitados se vuelven más lentos tal y como lo menciona Ortiz-Domínguez y Favila (2014), lo que puede deberse a que la larva de primer o segundo estadio empieza a debilitarlos debido a que durante su desarrollo se alimenta de los órganos internos hasta dejar el cuerpo del escarabajo totalmente vacío. Asimismo, se encontró que las dos bolas nido que pusieron parejas en las que uno de los miembros estaba parasitado, no se obtuvieron individuos eclosionados. Es posible que en el caso de la pareja en la que macho estaba parasitado, esto pudo haber copulado con la hembra normal, pero no haberla fertilizado al carecer de testículos, aunque pudo haberle suministrado inductores del comportamiento que están presente, presumiblemente en el espermatóforo, lo que provocó que la hembra construyera la bola nido, aún sin haber depositado un huevo en la bola nido.

Cruz (1993) logró insertar un espermatóforo a una hembra virgen y provocó que ésta construyera una bola nido, sin huevo, lo que sugiere que en el espermatóforo hay sustancias inductoras del comportamiento de construcción de la bola nido. En el caso de la hembra parasitada, seguramente fue fertilizada por el macho normal, y recibió tanto esperma viable como inductores; sin embargo, tal vez el aparato reproductivo de la hembra, principalmente ovario, estaba ya muy dañado por el parasitoide, lo que provocó que, al igual que en el caso anterior pusiera solo la bola nido sin huevo.

La presente investigación es uno de los primeros trabajos sobre biología básica de *Blaexosipha alcedo* (Diptera:Sarcophagidae), parasitoide del escarabajo carroñero *Canthon Cyanellus Cyanellus.* Los caracteres presentes en las larvas estudiados con microscopía electrónica son de gran utilidad para estudios filogenéticos y sistemáticos a futuro. Los estudios que describen los caracteres morfológicos de las fases larvarias aportan interesantes datos que permiten especificar la clasificación actual y hacerla más natural, debido a que se carece de información actualizada de esta especie, por falta de estudios básicos.

Como se ha encontrado en otros géneros de Sarcophagidae (Giroux *et al*. 2010), hay una uniformidad en los caracteres morfológicos externos de los adultos. Por esta razón la morfología de las larvas de las hembras continúa siendo una fuente potencial de información para el diseño de cualquier herramienta taxonómica y estudios filogenéticos.

La longevidad del adulto varía según el sexo, entre las especies y es fuertemente dependiente de las condiciones del medio y de nutrición (Killick-Kendrick, 1978). En algunas especies Sarcophagidos del Nuevo Mundo, estudios en laboratorio han permitido registrar sobrevivencias de entre 7 y 20 días (Peçanha-Brazil y Gomes-Brazil, 2003). En este estudio la sobrevivencia de *B. alcedo* fue de aproximadamente 14 días, pero tal vez modificando la dieta y con las condiciones favorables pueda vivir aún más.

Con base en la información disponible sobre los tipos de parasitoides, los mecanismos de infestación descritos en los capítulos anteriores de esta tesis y los estudios realizados con el parasitoide en condiciones de laboratorio, se permitio hacer un diagnóstico sobre el tipo de parasitoidismo de *B. alcedo*: se propone que *Blaesoxipha alcedo*: es un parasitoide que deposita larva, y se predice que esta larva puede ser depositada en él integumento del escarabajo (Ortiz-Domínguez y Favila, 2014). Otra posibilidad es que el adulto parasitoide deposite una larva de primer estadio cerca del hospedero y ésta se encarga de buscar a dicho hospedero para su posterior parasitoidismo. Asimismo, según el comportamiento alimentario de las larvas, es un endoparasitoide, ya que este organismo se desarrolla dentro del cuerpo del escarabajo alimentándose de todos los órganos hasta dejarlo completamente vacío internamente. Es un parasitoide incapaz de paralizar al hospedero. Es, muy posiblemente, un parasitoide solitario debido a que solo deposita una larva dentro del escarabajo. Debido a su estrategia de parasitoidismo es un parasitoide koinobionte; es decir dado que parasita a los

adultos, empieza a crecer evitando alimentarse de los órganos vitales de su hospedero.

Ante los resultados obtenidos, y la particular e importante información que aportan los diferentes estados y estadios de desarrollo del Sarcophagidae, se requiere generar e incorporar nuevas descripciones, así como datos sobre el ciclo de vida de más especies correspondientes al género *Blaesoxipha*. La información recopilada en este trabajo, en un futuro podría contribuir para utilizar a *B. alcedo* como un posible regulador de escarabajos nocivos, por ejemplo del género Xilophaga y de ser posible utilizarse intensivamente en el control biológico de plagas.

VIII.- CONCLUSIÓN Y APLICACIÓN PRÁCTICA

- La localidad de Ojite fue la que presento el mayor número de parasitismo y Castillo de Teallo fue inferior en cuanto a parasitismo.

- Para determinar el mecanismo de infestación llevado a cabo por el parasitoide *Blaesoxipha alcedo* se necesita una metodología diferente y un periodo de tiempo mayor en lo que respecta a los muestreos.

- Los escarabajos cuando están parasitados muestran un comportamiento no cooperativo frente a escarabajos no parasitados emergidos en condiciones de laboratorio.

- La sobrevivencia de los adultos de *B.alcedo* fue de aproximadamente 14 días en condiciones de laboratorio, en condiciones naturales puede tener un periodo más largo.

- Las larvas del parasitoide *B. alcedo* abarcan en un 21 % el cuerpo del escarabajo *C. cyanellus cyanellus* mientras completan su desarrollo dentro del mismo.

- Las principales diferencias en el tiempo de desarrollo de *B. alcedo* se observaron en los estados de larva de primer estadio, larva de tercer estadio y pupa.

- Las etapas de desarrollo más susceptibles para *B. alcedo* son el estado de larva de tercer estadio y pupa, lo cual se atribuye a la humedad y al crecimiento de hongo, que prolifera debido a condiciones inadecuadas.

- Los caracteres morfológicos como la genitalia bien desarrollados del macho y hembra del parasitoide *de B. alcedo*, permite con mayor facilidad la identificación de la especie; asimismo, es importante describir detalladamente cada estructura para poder efectuar una identificación correcta.

- El estado de pupa, presenta características morfológicas que permiten la distinción de las especies del mismo género, entre las que se encuentran el tamaño, la textura, y la forma de las sedas, principalmente las dorsales abdominales, así como la posición y adición de las mismas.

- De esta manera se señala que el parasitoide *B. alcedo* en estudio, puede jugar un papel fundamental como regulador natural que puede regular poblaciones de escarabajos nocivos para el ambiente y en un futuro puede ser viable y puede considerarse ampliamente para ser utilizado en el control biológico de plagas agrícolas de importancia económica y así, obtener entre

ellos grandes ahorros en términos humanos y financieros, de tal manera se requiere realizar otros estudios a mayor escala para la implementación de lo antes mencionado.

IX.- BIBLIOGRAFIA

van Alphen, J. J. M., y Vet, L. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection. In J.K. Waage & D. Greathead, eds., Insect parasitoids, Academic Press, Londres, pp. 23-61.

van Alphen, J. J. M., y Visser, M. E. 1990. Superparasitism as an adaptative strategy for insect parasitoids. Annual Review of Entomology, 35: 59-79.

Alfaro, A. 2005. Entomología Agrícola. Los parásitos animales de las plantas cultivadas Editor C. Santiago Álvarez. Publicaciones de la Excma. Diputación Provincial de Seria. Seria.

Ali, A.D., y Harivandi, M. A. 1987. White grubs in lawns. Biology and Insect Management Series. Cooperative Extension, University of California. Leaflet. pp. 214-421.

Alomar, O., Goula, M., y Albajes, R. 2002. Colonisation of tomara fields by predatoy mired bugs (Hemiptera: Heteroptera) in northern Spain. Agric. Ecosys. Environ. 89 pp. 105-115.

Álvarez, G. J. F., Naranjo, M. F., y Grillo, R. H. 2007. Interacción entre *Lixophaga diatraeae* (Towns.) (Diptera: Tachinidae) y *Tetrastichus howardi* (Olliff) (Hymenoptera: Eulophidae) parasitoides de *Diatraea saccharalis* (Fab.) en Cuba. Parte I. Centro Agrícola, 34(3): pp. 69-73

Arcos-Cavazos, G., Mar-González, G., Vega-Aquino, P., Torres-Rodríguez, O., y Ramírez-Meráz. M. 2010. Enemigos naturales y su Impacto como reguladores del

minador de la hoja *Liriomyza trifolii* Burgess en el cultivo de chile serrano en el Sur de Tamaulipas, pp. 149-152. *En* Coria, Á. V. M., M. B. N., Lara, C., G. Orozco, G., H. J. Muñoz, F., y R. Sánchez, M. [eds.], Memorias del XXXIII Congreso Nacional de Control Biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico. Noviembre 2010, Uruapan, Michoacán, México.

Armstrong, A. M. 1987. Parasitism of *Tetrastichus haitiensis* Gahan on egg masses of *Diaprepes abbreviatus* in Puerto Rico. J. Agrie. Univ. P.R. 72 (4): pp. 408-409.

Artigas J. N., Papavero, N., y Serra A. L. 1991. The american genera of Asilidae (Diptera): keys for identification with an atles of Hermann (Lapriinae), with descriptions of two genera and three new species, and a catalogue of Neotropical species. Gayana 55(1): pp. 53-85.

van Baaren, J., Boivin, G., y Nénon, J. P. 1994. Intra- and interspecific host discrimination in two closely related egg parasitoids. Ecología, 100: pp. 325-330.

van Baaren, J., Boivin, G., y Nénon, J. P. 1995. Intraspecific hyperparasitism in a primary hymenopteran parasitoid. Behavioral Ecology and Sociobiology, 36: pp. 237–242.

Bartlett, K.A., 1939. The dung rolling beetle as a host of a Sarcophagid Parasite. Journal Of Economic Entomology. 32(No.1): pp. 150-156.

Bartlett, B.R. 1964a. Patterns in the host-feeding habits of adult Hymenoptera. Annals of the Entomological Society of America, 57, 344-350.

Bautista-Martinez, N., Carrillo-Sanchez, J. L., Bravo-Mojica. H., y Koch. S. D. 1998. *Natural parasitism of Phyllocnistis citrella (Lepidoptera: Gracillariidae) at Cuitlahuac, Veracruz, México.* Fol Entomol. 81: pp. 30-37.

Beavers, J. B., Lovestrand, S. A., y Selhime, A. G. 1980. Establishment of the exotic parasite. Tetrastichus haitiensis (Hymenoptera.Eulophidae) and recovery of a new Trichogramma (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from root weevil egg masses in Florida. Entomophaga 25(l): pp. 91-94.

Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing, USA, pp.714.

Bellés, X., y Favila, M. E. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. Bull. Soc. Ent. Fr. 88 (7-8): pp. 602-607.

Bennett, F.D. 1990. Classical Biological Control in the Southern United states. Southern Cooperative Series Bulletin N° 355: p197.

Blom, J. V. 2002. La introducción artificial de la fauna auxiliar en cultivos agrícolas. Bol. San. Veg. Plagas 22: pp. 109-120.

Brodeur, J. y Boivin, G. 2004. Functional ecology of immature parasitoids. Annual Review of Entonmology. 49: pp. 27-49.

Capinera, J. L. 2003. Striped blíster beetle. *Epicauta vittata* (Fabricius) (Coleoptera: Meloidae). *University of Florida*. IFAS Extension

Carballo, M. y Guaharay, F. 2004. Control Biológico de Plagas Agrícolas. Primera edición. CATIE. Managua, Nicaragua. p. 232.

Castelo, M. K. 2003. Comportamiento de localización y patrones de explotación de hospedadores (Coleoptera: Scarabaeidae) por el moscardón cazador de abejas Mallophora ruficauda (Diptera: Asilidae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Castelo, M. K. y Corley, J. C. 2010. Spatial density dependent parasitism and specificity in the robber fly Mallophora ruficauda (Diptera: Asilidae). Austral Ecology, 35: pp. 72-81.

Chamorro-Florescano, I., y Favila, M. E. 2008. Male reproductive status affects contest outcome during nidification in Canthon cyanellus cyanellus LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behaviour* 145: pp. 1811-1821.

Chamorro-Florescano, I., y Favila, M. E. 2009. The reproductive status of both sexes affects the frequency of mating and the reproductive success of males in the ball roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) *Behaviour* 146: pp. 1499-1512.

Cherry, R. H. y Schueneman, T. J. 1998. Insect management in sugarcane.

Clausen, C. P. 1940. Entomophagous insects. McGraw-Hill, New York, Hafner, pp. 688.

Clausen, C. P. 1978. Tephritidae. *En:* Clausen C. P. (ed.), *Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review,* Department of Agriculture, Agriculture Hand book 480, USA, pp. 320-325.

Cole, F. R. 1969. The flies of western North America. University Of California Press. Berkeley and Los Angeles. pp. 941-584.

Copello, A. 1922. Biología del moscardón cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wied.). Physis, 6: pp. 30-42.

Coronado, B. J. M., Ruiz, C. E. y Varela, F. E. S. 2004. Adenda a Braconidae (Hymenoptera).. En: Llorente B., J. E., J.J. Morrone, O. Yánez O. e.I. Vargas F. (Eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen IV. Universidad Autónoma de México. México. ISBN 970-32-1041-4. pp. 713-720.

Corporación para el Desarrollo de Insumos y Servicios Agroecológicos (Harmonía). 2004. Guía de insumos biológicos para el manejo integrado de plagas. Cali, Colombia. P.111.

Cortez, V. y Favila, M.E. 2007. Actividad antifúngica del ácido 4-metoxi fenilacético producido en las glándulas esternales de machos del escarabajo rodador *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeinae). Entomologia Mexicana 6(1):355-359.

Cranshaw, W.S. y Zimmerman, R. 1998. Billbugs and white grubs. Home & Garden, 5.516, Colorado State University, Insect Series.

Crespo, J. E. 2011. Ecología y fisiología del comportamiento de localización del hospedador en el parasitoide *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Crutchfield, B. A. y Potter, D. A. 1995. Damage relationships of Japanese beetle and southern masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs in cool-season turfgrasses. Journal of Economic Entomology, 88: pp. 1049-1056.

Cruz M. 1993. Actividad reproductora de los machos de Canthon indigaceus chevrolati Harold y Canthon cyanellus cyanellus LeConte y su influencia en el comportamiento reproductor de las hembras (insecta, coleoptera, Scarabaeinae). Tesis de Maestro en Ciencias. ENCB-IPN, Sección de Estudios de Posgrado e Investigación. México.

Dall'Oglio, O. T., Zanuncio, J. C., Freitas, F. A. y Pinto, R. 2003. Himenópteros parasitóides coletados em povoamentos de *Eucalyptus grandis* e mata nativa em Ipaba, Estado de Minas Gerais. *Ciência Florestal,* vol. 13, no. 1, pp. 123-129.

Davis, J. J. 1919. Contributions to a knowledge of the natural enemies of Phyllophaga. Bull. Ill. St. Nat. Hist. Surv. (13): pp. 53-138.

Davies, R. J. 1991. Introducción a la entomología. Imperial. College University of London. Mundi Prensa. Madrid. España. p. 511.

DeBach, P. 1968. Éxitos, tendencias y posibilidades futuras. *In*: P. DeBach (ed). Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas CECSA, México. pp 789-83.

DeBach, P. 1974. Biological control by natural enemies. Cambridge University Press. Londres, Reino Unido.

DeBach, P. 1977. Lucha biológica contra los enemigos de las plantas. Ed. Mundi-Prensa, Madrid, p.399.

Delfín, G. H. y Burgos, R. 2000. Los bracónidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro en las selvas deciduas del trópico: Una discusión acerca de su posible uso. Acta Zoológica. México. (n.s) 79: pp. 43-56.

Dennis, D. S. y Knutson, L. 1988. Descriptions of pupae of South American robber flies (Diptera, Asilidae). Annals of the Entomological Society of America, 81(6): pp. 851-864.

Department of Entomology, University of Florida, Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences. ENY-406 Series.

Dicke, M. y Sabelis, M. W. 1988. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds?. Functional Ecology, 2: pp. 131-139.

Eggleton, P. y Gaston, K. J. (1990). “Parasitoid” species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? Oikos 59, pp. 417-421

Eggleton, P. y Belshaw, R. 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 337:pp. 1-20.

Eggleton, P. y Belshaw, R. 1993. Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. Biological Journal of the Linnean Society, 48: pp. 213-226.

Erwin, T. 1990. Natural History of the Carabid Beetles al the BIOLAT Biological Station, Rio Manu, Pakitza, Perú. Rev. Peruana de Entomol. 33:pp. 1-85.

Étienne, J., Quilici, S., Marival, D. y Franck, A. 2001. Biological control of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) in Guadeloupe by imported *Tamarixia radiate* (Hymenoptera: Eulophidae). Fruits. 56: pp. 307-315.

Favila, M. E. 1988. Comportamiento durante el periodo de maduración gonádica en un escarabajo rodador (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 76: pp. 55-64.

Favila, M. E.1993. Some ecological factors affecting the life-style of Canthon cyanellus cyanellus (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. Ethology, Ecology and Evolution 5: pp. 319-328.

Favila, M. E. y Díaz, A. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists Bulletin,* 50: pp. 52-60.

Favila, M. E. 2001. Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte (Coleoptera: Scarabaeinae). Folia Entomológica Mexicana, 40 (2): pp. 245-278.

Favila, M. E., Fresneau, D., Gonord, P., Ruaud, J.P. 2004a. Nuclear Magnetic Resonance Mycroscopy of the internal structure of the ball roller scarab *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 58: pp. 125-131.

Favila, M. E., Nolsaco-Soto, J., Ortiz-Domínguez, M. 2004b. Visible genetic markers for the color of external body structures and eyes in the carrion scarab C*anthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annals of Entomological Society of America* 97(5): pp. 1045-1049.

Favila, M. E., Nolasco-Soto, J., Chamorro-Florescano, I., Equihua, M. 2005. Sperm competition and evidence of sperm fertilization patterns in the carrion ball-roller Canthon cyanellus cyanellus LeConte (Scarabaeidae: Sacarabaeinae). Behavioral Ecology and Sociobiology 59: pp. 38-43.

Favila, M. E., Ortiz-Domínguez, M., Chamorro-Florescano I., y Cortez-Gallardo. V. 2012. Comunicación Química y Comportamiento Reproductor de los Escarabajos Rodadores de Estiércol (Scarabaeinae: Scarabaeini): Aspectos Ecológicos y Evolutivos, y sus Posibles Aplicaciones, 141-164. En: J. C. Rojas y E. A. Malo (eds.). *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. México. p. 446.

Feener, D. H. Jr. y Brown, B. V. 1997. Diptera as parasitoids. Annual Review of Entomology, 42:pp. 73-97.

Felipe, S. J. M., Rojas, J., Gómez, J. y Barrera, F. J. 2003. El papel del estímulo químico durante la búsqueda de huésped del parasitoide Cephalonomia stephanoderis (Hymenoptera: bethylidae). En XXVI Congreso Nacional de Control Biológico. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 118-122.

Fernández, F. y Sharkey, M. J. 2006. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C.894 P.

Flanders, S.E.1942. Metaphycus helvolus, an Encyrtid parasite of the black scale. J. Econ. Entomol. 35: 690-698.

Gabarra, R., Alomar, O. y Albajes, R. 1999. Naturally ocurring populations of *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae) in tomara greenhouses. IOBC/WPRS Bull. 22: pp. 85-88.

García, G. F., González, H. A. y España, L. M. 2005. Especies de Trichogramma Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) presentes en centros reproductores de México. Acta Zoológica Mexicana (ns) ISSN 0065-1737.

García, N. G. y Tarango, S. H. R. 2011. Selectividad de insecticidas biorracionales en parasitoides de plagas del nogal pecanero. *En* Memorias del XXXIV Congreso Nacional de Control Biológico. Monterrey, N.L. México.

Geller-Grimm. 2010

Giroux, M., Pape, T.,Wheeler, T. 2010. Towards a phylogeny of the flesh flies (Diptera: Sarcophagidae): morphology and phylogenetic implications of the acrophallus in the subfamily Sarcophginae. Zoological Journal of the Linnean Society, 2010, 158, pp: 740-778.

Gobierno del estado de Veracruz. 2010. Tuxpan. Sistema de información municipal. Cuadernillos municipales Secretaria de finanzas y planeación (SEFILAN). Subsecretaria de planeación. 1-11

Godfray, H. 1994. Parasitoids. Behavior and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ: pp.473.

González, H. A. 1997. Informe final del proyecto P021.Inventario de Hymenóptera parasítica en México. CONABIO. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Nuevo León. p.44.

González, H. A., Delín, G. H., Figueroa, D., Lomelí, F. R., López, M. V., Sánchez, GJA. 2003. Catalogo Ilustrado de Brachonidae (Hymenoptera: Ichneumonoidae) en México.

González- Villegas, R., Guerrero- Rodrigues, E., Álvarez de la Cruz, O., Sánchez-Valdez, V. M., Corrales- Reynaga, J. y Cárdenas- Elizondo, A. 2004. Parasitismo natural del picudo de la yema del manzano *Amphidees spp* (Coleoptera: Curculionidae) y su fluctuación en huertos de manzano en Arteaga, Coahuila. En Morales, M. M., Ibarra, G.M., Rivera, G. A., Stanford, C. S. (Eds) Entomología mexicana.Vol. 3. ISBN: 968-839-411-4..

Hagen, K. S. 1964. Estados de desarrollo de los parásitos. En: DeBeach, P.(ed.). Control biológico de las plagas de insectos y malas hierbas. CECSA. México, D.F. pp. 205-282.

Halffter, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Questiones Entomologicas 13:pp. 231-253.

Halffter, G., Halffter, V. Huerta, C. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.,* 88: pp. 585-596.

Halffter, G. y M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. Biology International. 27: 15-21.

Hanson, P. y Hilje, L. 1993. Control Biológico de insectos. CATIE, Serie Técnica 208. Turrialba. Costa Rica.

Hernández, S. y Benz, B. 2004. Enemigos naturales de *Macrodactylus murinus* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae) en San Miguel, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Revista de investigación y difusión científica agropecuaria. 8(1):pp. 41-47.

Hostetter, D. L. 2002. Biological Control: 1.8 Natural Enemies Attacking Grasshopper Nymphs and Adults,. In: R.E. Pfadt (Ed.). Field Guide to Common Western Grasshoppers. Wyoming Agricultural Experiment Station.Bulletin 912, Third Edition. pp. I.8-I-I.8-7.

Huffaker, C.B. 1985. Biological control in integrated pest management: an entomological perspective. In: Biolgical Control in Agricultural IPM Systems, ed. M..A.Hoy y D. C. Herzog, Orlando: Academic Press. pp. 13-23.

Killick-Kendrick, R.1978. Recent advances and outstanding problems in the biology of phlebotomine sandflies.Acta. trop. (Basel), 35: 297-313.

Klowden, M. J. 2007. Phyisological systems in insects. Academic Press, Elseiver, UK.

LaSalle, J y Gauld, I. D. 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. Redia, 74: pp. 315-334.

Leluk, J. y Jones, D. 1989.Chelonus sp. near curvimaculatus venos proteins: analisis of their potencial role and processing during development of host Trichoplusia ni. Archives of insect Biochemistry and Phisiology . 10: pp. 1-21.

van Lenteren, J. C. 1981. Host discrimination by parasitoids. In: Norhlund DA, Jones RL & Lewis WJ (Eds.). Semiochemicals: Their Role in Pest Control, 1: 153-180. New York: Wiley & Sons. pp.306.

Lewis, W.J., Vet, LEM., Tumlinson, J. H., van Lenteren, J. C. y Papaj, D. R. 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: Essential element of a sound biological control theory. Environmental Entomology, 19: pp. 1183-1193.

Leyva, V. J. L. 2000. Bioecologia y comportamiento de parasitoides. *In*: Badii, M. H., Flores, A. E., Galan, W. L. J. (eds.). Fundamentos y perspectivas del control biologic. Universidad Autonoma de Nuevo Leon. Nuevo Leon. pp. 43-51.

Lopes, H. S. y Tibana, R.1987. On *Oxysarcodexia* (Diptera, Sarcophagidae), with descriptions of five new species, key, list and geographic distribution of the species. Revista Brasileira de Biologia, 47(3):pp. 329-347.

Lozano-Gutierrez, J. y. España- Luna, M.P. 2006(2009). Enemigos naturales y control biológico de *Brachystola magna* Girard y *Brachystola mexicana* Bruner (Orthoptera: Acrididae) con *Beauveria bassiana* en Zacatecas, México, Vedalia, 13:pp. 91-96.

Mackauer, M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. En: Critical Issues in Biological Control. Editado por: Mackauer, M., Ehler, L.E., Roland, J. Andover: Intercept.

Marsh, P. M. 1979. Family Braconidae. In: K.V. Krombein, P.D. Hurd, Jr., D.R. Smith y B.D. Burks. (eds). Catalog of Hymenoptera in America America North of México. Vol.1. Smithsonian Inst. Press. Washington D.C. pp. 144.295.

Martínez-Martínez, L., Jarquín, L. R. y Bernal. J. 2005. Estudios de asignación del sexo en insectos himenópteros parasitoides. Instituto Politécnico Nacional. CIIDIR. Oaxaca.

Mathews, R. W. 1970. A revision of the genus Spathius in America north of Mexico (Hymenoptera, Braconidae). Contributions of the American Entomological Institute 4(5): 1-86.

McAlpine, J. F. 1981. Morphology and terminology: adults, p. 9-63. *In*: McAlpine, J.F.; B.V. Peterson; G.E. Shewell.; H.J.Teskey.; J.R. Vockeroth,. y D.M. Wood (Eds). Manual of Neartic Diptera. Ottawa, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph # 27, vol. 1, p.674.

Mello-Patiu, C. A. y Pape, T. 2000. Definitions of *Dexosarcophaga* Tonwsend 1917 and *Sarcofahrtiopsis* Hall 1933, including two new species and a redescription of *Sarcofahrtiopsis cuneata* (Tonwsend 1935) (Diptera: Sarcophagidae). Boletín de Entomología Venezolana, 15(2): pp. 181-194.

Metcalf, C. L. y Flint, W. P. 1965. - Insectos destructivos e insectos útiles, sus costumbres y su control. Editorial Continental S.A., México. p.1208.

Metcalf, J. R. M. y Mahtes, R. 1969. Pest of sugar cane. New York, US, Elsevier pp. 11- 12.

Miranda-Salcedo, P. 1998. Biología de *Doryctobracon crawfordi* (Viereck) y *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) Parasitoides de Moscas de la Fruta (Diptera: Tephritidae). Memorias científicas No. I. Primer Simposium Iinternacional de Agricultura Ecológica. Septiembre 2009, Cd.Obregón, Sonora, México. p. 459.

Mitchell, W. C. y Mau, F. L. 1971. Response of the female southern green stink bug and its parasite, Trichopoda pinnipes, to male stink bug pheromones. Journal of Economic Entomology, 64: pp. 856-859.

Monteith, L. G. 1955. Host preference in Drino bohemicu Mesn. (Diptera: Tachinidae), with particular reference to olfactory responses. Canadian Entomologist, 87: pp. 509-530.

Muñiz-Reyes, Erica., Lomelí-Flores, J., Sánchez-Escudero, R. 2011. Parasitoides nativos de *Rhagoletis pomonella* Walsh (Diptera: Tephritidae) en tejocote Crataegus spp. en el centro de México Acta Zoológica Mexicana (n.s), 27(2): pp. 425-440.

Musso, J. J. 1981. Morphology and development of the immature stages of some robber flies (Diptera: Brachycera: Asilidae). Entomologia Generalis, 7(1): pp. 89-104.

Navarro, L. 1908. Estudios de Patología Vegetal referente a los olivos. El útil himenóptero “chalcidido” denominado “*Scutellista cyanea*” (Motsch) existente en España. Dir. Gral de Agricultura, Industria y Comercio. Hijos de M.G. Hernández. Madrid.

Noldus, L. P. 1989. Semiochemicals, foraging behavior and quality of entomophagous insects for biological control. Journal of Applied Entomology, 108: pp. 425-451.

Nordlung, D. A y Lewis, W. J. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. Journal of Chemical Ecology, 2: pp. 211-220.

Oliva, A. 2008. Avispas parasitoides (Hymenoptera) a partir de puparios de moscas sarcosaprófagas (Diptera: Callíphoridae; Sarcophagidae) en Buenos Aires, Argentina. Soc. Entomol. Argent. 2008. Buenos Aires, Argentina.

Ortiz- Domínguez, M., Favila, M. E., Mendoza-López, M.R., García-Barradas, O. y Cruz-Sánchez, J. 2006. Epicuticular compounds and sexual recognition in the ball-roller scarab, *Canthon cyanellus cyanellus.* The Authors *Entomología Experimentalis et Applicata* 119 : pp. 23–27.

Ortiz-Domínguez, M., Favila**,** M. E., Mendoza-López, M.R., García-Barradas, O., Cruz-Sánchez, S. 2006a. Epicuticular compounds, behavioural cues, and sexual recognition in the ball roller scarab *Canthon cyanellus cyanellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 119 (1): pp. 23-27.

Ortiz-Domínguez, M., Favila**,** M. E. 2011. Primer reporte de parasitoides en Scarabaeinae:*Canthon cyanellus cyanellus LeConte* (Coleoptera: Scarabaeidae) es parasitado por un Tachinidae (Diptera: Tachinidae). Entomología Mexicana 2011. Vol. 10. Pp.85-87.

Ortiz- Domínguez, M. y Favila, M. E. 2014. Evaluation of the Infestation Rate of *Blaesoxipha alcedo* in the Carrion Roller Scarab *Canthon cyanellus cyanellus* and Its Effect on Reproductive Behavior*. Journal of Insect Science 14(140) pp. 1-4.*

Pacora, R., Juan, F. 1979. El Centro de Introducción y cría de insectos útiles y los resultados de la investigación en apoyo a la producción agraria. Rev. Peruana de Entomol. 22: pp.99-102.

Palacios, T. R. E., J. Romero N., J. Étienne, J. L. Carrillo S., J. M. Valdez C., H. Bravo M., S. D. Koch., V. López M., y A. P. Terán V. 2008. Identificación, distribución y plantas hospederas de diez especies de Agromyzidae (Insecta: Diptera), de interés agronómico en México. Acta Zool. Mex. 24:pp. 7-32.

Papaj, D. R y Vet, LEM. 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid, Leptopilina heterotoma. Journal of Chemical Ecology, 16:pp. 3137-3150.

Pape, T. 1996. Catalogue of the Sarcophagidae of the world (Insecta: Diptera) Memoirs of Entomology International 8:pp. 1-558.

Peçanha-Brazil, R., Gomes-Brazil. 2003. Biologia de flebotomíneos neotropicais. Cap. 4, pp:. Bionomia. *in* E. Rangel. and R. Laison, editors. Flebotomineos do Brasil. Ed. Fiocruz. Brasil. Pp. 257-274.

Pennacchio, F. y Strand, M. R. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. Annual Review of Entomology, 51: pp. 233-258.

Philips, T.K. y Ivie. M.A. 2002. Bothrideridae Erichson 1845, pp. 358-362. In: Arnett, E. H. Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (Eds.) *American beetles* Vol. 2. *Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press. Boca Raton.

Potter, D. A. 1998. Destructive Turfgrass Insects: Biology, diagnosis and control. Ann Arbor Press, Chelsea, MI, pp.336.

Price, W. P. 1975. Insect ecology. Wiley, New York

Quicke, D. L. J. 1997. Parasitic Wasps. Chapman and Hall, London.

Ramírez, S. C., Pacheco, F. C. y Castro, R. A. E. 2006. Cryptomeigenia sp. (Diptera: Tachinidae) como parasitoide de adultos de Phyllophaga (Phytalus) Rufotestacea (Moser, 1918) (Coleoptera: Melolonthidae) en Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana (n.s) 22 (1): pp. 1-8.

Redmond, C. T. y Potter, D. A. 2010. Incidence of turf-damaging white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) and associated pathogens and parasitoids on Kentucky golf courses. Environmental Entomology, 39 (6): pp. 1838-1847.

Rees, N. E. 1973. Arthropod and nematode parasites, parasitoids, and predators of Acrididae in America north of México. Tech. Bull. 1460. Washington, DC U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service.

Remedi de Gavotto, A L. 1964. Ciclo biológico de *Cyclocephala signaticollis* Burm. (Coleoptera, Scarabaeidae) y caracteres específicos de su larva. INTA. Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie 5, 1(10): pp.151-161.

Ritcher, P. O. 1940. Kentucky white grubs. Ky Agric. Exp. Sta. Bull. (401): pp. 71-157.

Rivera, A. C., Carbone., y Andrés, J. A 1999. Life cycle and biological control of the *eucaliptus snout beetle* (Coleoptera:Curculionidae) by *Anaphes nitens* (Hymenoptera: Mymaridae) in north-west Spain. Agric. Forest Entomol. 1: pp. 103-109.

Rivera, G. E. 2004. Records of predators and parasites (vertebrates and invertebrates) of creosote bush grasshopper *Bootettix argentatus* Bruner, 1889 (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from the Bolsón de Mapimi, Dgo. (Chihuahua Desert), México. Acta Zoológica Mexicana (n.s), 20: pp. 287- 290.

Rodríguez Del Bosque, L. A. 1991. Teoría y bases ecológicas del control biológico. *In*: L.A. Rodríguez del Bosque y R. Alatorre (eds.), Memorias del II Curso de Control Biológico, SMCB-UAAAN, Buenavista, Saltillo, Coah, México. 7-9 Octubre, 1991. pp. 6-19.

Rodríguez del Bosque, L. A., Arredondo, H. C. B. 1999. Quien es quien en el control biológico en México. INIFAP-CIRNE Campo Experimental Rio Bravo. Folleto Técnico N.23. Tamaulipas, México. (Eds.). Sociedad Mexicana de Control Biológico, México. pp. 61-74.

Rodríguez-Leyva, E., Lomeli-Flores, J. R., Romero-Napoles, J. y Valdez-Carrasco, J. M. 2012. *Bothrideres cactophagi* Schwarz (Coleoptera: Bothrideridae), parasitoid of cactus borer weevil in México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 28(1): pp. 218-221.

Roitberg, B. D y Mangel, M. 1988. On the evolutionary ecology of marking pheromones. Evolutionary Ecology, 2: pp. 289-315.

Royer, L., Fournet, S., Brunel, E. y Boivin, G. 1999. Intra- and interspecific host discrimination by host-seeking larvae of coleopteran parasitoids. Oecologia, 118: pp. 59-68.

Ruiz, F. 1925. Voracidad de los Asílidos (Dípteros). Revista Chilena de Historia Natural, 29: pp. 220-224.

Salazar, J. D., Oviedo, R. 2006. Reporte de los principales enemigos naturales de Huevos y larvas del barrenador común del tallo de la caña de azúcar (*Diatraea* spp). en Costa Rica. *In.* Memoria 5to Congreso ATALAC, 13vo Congreso ATACA y 14vo ATACORI. ATACORI, 1ra edición, septiembre. San José, Costa Rica. p.497.

Salvadori, J. R. 1997. Manejo de corós em cereais de inverno. EMBRAPA, 3: pp. 1-8.

de Santis, L. y Cornejo, L. G. 1990. El moscardón cazador de abejas "*Mallophora ruficauda*". Conferencia de la Cooperativa apícola del oeste ltda. De Mones Cazón, 25 de Agosto de 1990: p.17.

Sánchez, G. J. A., Romero, J.N., Ramírez, S. A,, Anaya, S.R., Carrillo, J. L. S. 1998. Géneros de Braconidae del estado de Guanajuato (Insecta: Hymenoptera). Acta Zool. Mex. (n.s.) 74: pp. 59-137.

Sánchez, G. J. A., López, V. M.,. Figueroa, J. I.,. González, A. y Pérez, R. 2003. Revisión de Braconidae (Hymenoptera) del estado de Oaxaca, México.. En: Romero N. J., E. G. Estrada V. y A. Equihua M. (Eds.). Entomología mexicana. Ed. Sagitario. Vol. 2. México. ISBN 968-839-389-4. pp. 789-792.

SEGOB-INAFED. 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Veracruz de Ignacio de la Llave. Tamiahua. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave. (http://www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/EMM_Veracruz).

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario oficial Segunda Sección. 1-38.

Schnitzler, R. F. 2008. Hymenopteran parasitoid diversity and tri-trophic interactions: The effects of habitat fragmentation in Wellington, New Zealand. Thesis of Doctor of Philosophy in Ecology and Biodiversity. Victoria. University de Wellington. New Zealand.

Schowalter, T. D. 2006. Insect Ecology: An Ecosystem Approach. Elsevier, San Diego, USA.

Shewell, G. E. 1987. Sarcophagidae, pp.1159-1186. In: J.F. McAlpine et al. (Eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 2. Monogr. 28. Lethbridge, CN: Agriculture Canada, Research Branch, Biosystematics Reearch Center Steinberg.

Dicke, M y Vet, LEM. 1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in longrange host location by the larval parasitoid Cotesia glomerata. Journal of Chemical Ecology, 19: pp. 47-59.

Sutton, R. A., Shelhime, A. G. y Me Cloud, W. 1972. Colonization and release of *Tetrastichus haitiensis* as a biological control agent for citrus root weevil. J. Econ. Entomol. 65: pp. 184-185.

Smitley, D. R. 1996. Incidence of *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) and other scarab larvae in nursery fields. Hortic. Entomol., 89: pp. 1262-1266.

Summy, K. R. y French, J.V. 1988. Biological control of agricultural pests: concepts every producer should understand. J. Rio Grande Valley Hort. Soc. 41: pp. 119-133.

Tejada, L.O. 1982. Apuntes de control biológico. ITESM.

Turlings, T. C. J, Tumlinson, J. H., Eller, F. J. y Lewis, W. J. 1991a. Larval-damaged plants: Source of volatile synomones that guide the parasitoid Cotesia marginiventris to the micro-habitat of its hosts. Entomologia Experimentalis et Applicata, 58: pp. 75-82.

Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H., Heath, R. R, Proveaux, A. T. y Doolittle R. E. 1991b. Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, Cotesia marginiventris (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. Journal of Chemical Ecology, 17: pp. 2235-2251.

Tumlinson, J.H., Lewis, W. J. y Vet, L. E. M. 1993. How parasitic wasps find their hosts. Sci.Amer. 266(3): pp. 46-52.

Tumlinson, J. H., Turlings, T. C. J. y Lewis, W. J. 1993b. Semiochemically mediated foraging behavior in beneficial parasitic insects. Archives of Insect Biochemistry and Physiology.22: pp. 385-391.

Uribe, G. E. y Santiago, B. M. A. 2011. Contribución al Conocimiento de Enemigos Naturales del Chapulín (Orthoptera: Acridoidea) en el Estado de Querétaro, México. Acta Zoológica Mexicana (n.s), 28(1): pp. 133-144.

Urquijo, P. 1946. Selección de estirpes de *Trichogramma minutum* Riley de máxima efectividad parasitaria. Bol. Patol. Veg. Entomol. Agric. 14: pp. 199-216.

Van Den Bosch, R., Messenger, P. S. y Gutiérrez, A. P. 1882.- An Introduction to Biological Control. Plenum Press: pp. 247.

Vargas, C. E. 2003. Estudio de la Relación Hospedero– Parasito y Dinámica Poblacional de los Parasitoides de las Masas de Huevos de *Diaprepes abbreviatus* (L,) (Coleoptera:Curculionidae) en Puerto Rico. Tesis de Maestría. Universidad de Puerto Rico, Recinto Universitario de Mayaguez, Puerto Rico.

Vet, LEM., Dejong, R., van Giessen, W. A. y Visser, J. H. 1990. A learning-related variation in electroantennogram responses of a parasitic wasp. Physiological Entomology, 5: pp. 243-247.

Vet, LEM. y Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annual Review of Entomology, 37: pp. 141-172.

Vet, LEM., Lewis, W. J. y Cardé, R. T. 1995. Parasitoid foraging and learning. En: Chemical Ecology of Insects 2. Editado por: Cardé R & Bell WJ. Chapman & Hall, New York, pp.433.

Vet, LEM., Hemerik, L., Visser, M. E. y Wäckers, F. E. 2002. Flexibility in host-search and patch-use strategies in insect parasitoids. In: Lewis EE, Campbell JF & Sukhdeo MVK (Eds.). The Behavioural Ecology of Parasites. CAB International, 3: pp. 39-64.

Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. Annual Review of Entomology, 21:pp. 109-133.

Vinson, S. B. y Iwantsch, G. F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. Annual Review of Entomology, 25: pp. 397-419.

Vinson, S. B. 1984. How parasitoid locate their hosts: A case of insect espionage. In: Lewis T (Ed.). Insect Communication, 1: 325-348. 12th Symposium of Royal Entomological Society of London. Academic Press. London. pp 414.

Vinson, S. B. 1985. The behaviour of parasitoids. In: Kerkut GA & Gilbert LI (Eds.), Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Pergamon Press, New. Y. pp 417-469.

Viñuela, E., Del Estal, P., Arroyo, M., Adan, A., Budia, F., Jacas, J. A. y Marco, V. 1992. Los artrópodos: características. Los Insectos: órdenes. ';'\Monografía 128. Universidad Politécnica de Madrid. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Madrid.

Wäckers, F. L. y Lewis, W. J. 1999. A comparison between color, shape and pattern learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. Journal of Comparative Physiology A, 184: pp. 387–393.

Wharton, R. A. 1989. Classical biological control of *Montoya y Cancino*: Control biológico de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) 270 fruit-infesting Tephritidae. *In:* A. S. Robbinson and G . Hooper (eds.) *"Fruit Flies*". Elsevier, Oxford, England. pp. 303-314.

Wharton, R. A. 1993. Bionomics of the Braconidae. *Ann. Rev. Entomol* 38: pp. 121-143.

Whitman, D. W. y Eller, F. J. 1992. Orientation of Microplitis croceipes (Hymenoptera: Braconidae) to green leaf volatiles: Dose-response curves. Journal of Chemical Ecology, 18: pp. 1743-1753.

Woodruff, R. E. 1968. The present status of a West Indian weevil *Diaprepes abbreviatus* (L) in Florida. (Coleóptera:Curculionidae). Fia. Dept. Agrie. Div. Plant Ind. Entomol. Circ. No. 77.

Wolcott, G. N. 1950. The insects of Puerto Rico: Coleóptera. J. Agrie. Univ. P.R. 32(2): pp. 225-446.