

FACTORES CLAVE EN LA BIOLOGIA DE HIPERPARASITOIDES HETERONOMOS (HYM.: APHELINIDAE): AGENTES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MOSQUITA BLANCA Y ESCAMAS

Dora I. PENAGOS y Trevor WILLIAMS

El Colegio de la Frontera Sur. Apdo. Postal 36
30700 Tapachula, Chiapas, MEXICO.

RESUMEN

Las mosquitas blancas y las escamas son consideradas plagas de gran importancia económica en la actualidad. El uso de parasitoides afelínidos (Hym.: Aphelinidae) ha tenido un éxito sin igual en programas de control biológico clásico contra dichas plagas. Los afelínidos son un grupo muy interesante debido a que su sistema reproductivo es peculiar. Por ejemplo, en algunas especies, sus relaciones con el huésped varían de acuerdo al sexo. Las hembras de este grupo siempre se desarrollan como endoparasitoides solitarios primarios de homópteros (e.g. ninfas de la mosquita blanca) mientras que el desarrollo del macho es diferente. Esta característica ha sido utilizada para su clasificación. Lo más intrigante de estos parasitoides son los "hiperparasitoides heterónomos", en cuales los machos se desarrollan como hiperparasitoides solitarios de hembras de su propia especie o especies afines. Modificaciones recientes han simplificado la clasificación de estos parasitoides y han llamado la atención al hecho de que el fenómeno de hiperparasitismo de conoespecíficos u otras especies es probablemente más flexible de lo que se cree. En este artículo, se revisan los aspectos de la biología de los hiperparasitoides heterónomos con relevancia al control biológico, tal como la gama de huéspedes, desarrollo, longevidad del adulto, fecundidad, comportamiento oviposicional y preferencias en la explotación de huéspedes. En los hiperparasitoides heterónomos la selección del tipo de huésped y la relación de los sexos están entrelazados de modo inexplicable. Una hipótesis reciente ha considerado a los factores que limitan la reproducción del parasitoide para explicar las fluctuaciones en la relación de los sexos en el campo. La teoría predice que la relación de los sexos para hembras individuales se verá influenciada por la tasa de descubrimiento de huéspedes y la disponibilidad de huevecillos. Datos recientes apoyan tales predicciones. Otros factores que podrían influir en la relación de los sexos incluyen el apareamiento dirigido (no fortuito) e infección por microorganismos. Observaciones sobre la habilidad de hiperparasitoides heterónomos de discriminar entre huéspedes conoespecíficos y no conoespecíficos para la producción de machos indican que ésta tiene consecuencias importantes para el uso de estos parasitoides en programas de control biológico. Los hiperparasitoides heterónomos parecen ser muy competitivos en sistemas con parasitoides convencionales. Se requiere de evaluaciones cuidadosas sobre el impacto probable de introducciones de hiperparasitoides heterónomos antes de su liberación en sistemas que ya contienen parasitoides convencionales. La notable biología de los hiperparasitoides heterónomos puede explicar éxitos pasados pero debe servir a su vez como un elemento que incite a la prudencia en el presente y el futuro.

Palabras clave: Homoptera, Aphelinidae, parasitoide, relación con huéspedes, control biológico.

ABSTRACT

Whiteflies and scale insects are major pests. The use of aphelinid parasitoids (Hym.: Aphelinidae) of these pests in programs of classical biocontrol has met with unparalleled success. Many aphelinids have a remarkable form of reproduction in that host relations differ for each sex. Female parasitoids of this group always develop as primary endoparasitoids of Homoptera (e.g. whitefly nymphs) while male development is different and has been used for classification. The most intriguing of these parasitoids are the "heteronomous hyperparasitoids" in which males develop as hyperparasitoids of females of their own, or a related species. New changes have simplified the classification of this group and have drawn attention to the flexible nature of male host relations in the majority of cases. We review aspects of the biology of heteronomous hyperparasitoids with relevance to biocontrol including host range, development, adult longevity, fecundity, ovipositional behaviour and patterns of host exploitation. The selection of the type of host and the sex ratio of the progeny are intimately linked in heteronomous hyperparasitoids. A recent theory has argued that factors which limit the reproduction of heteronomous hyperparasitoids will influence the sex ratios of field populations of these insects. The theory predicts that the sex ratio of individual females will be affected by the rate of discovery of hosts and the availability of eggs. New data support these predictions. Other potentially important factors include local mate competition and the presence of sex-ratio distorting micro-organisms in aphelinids. The ability of heteronomous hyperparasitoids to preferentially attack non-conspecifics for male production has implications for the use of these wasps for biocontrol. Heteronomous hyperparasitoids appear to have marked competitive abilities in systems containing conventional parasitoids. Careful evaluation of the probable impact of heteronomous hyperparasitoids are required prior to field release in systems where conventional parasitoids already offer appreciable levels of pest control. The remarkable biology of these parasitoids may account for past successes, but also serves as a basis for contemporary caution.

Key Words: Homoptera, Aphelinidae, parasitoid, host relations, biological control.

INTRODUCCION

Las mosquitas blancas (Hom.: Aleyrodidae) son consideradas en la actualidad como una de las plagas más dañinas de diversos cultivos como tomate, chile, cucurbitáceas, frijol ejotero, berenjena, y muchos otros por los daños tan severos que causan de manera directa al succionar la savia, o bien indirecta, al transmitir enfermedades de tipo viral (e.g. geminivirus) (Bird & Maramorosch 1978; de Mata *et al.* 1994). Por su importancia económica en diversos cultivos, la biología, genética, ecología, alimentación, (Byrne & Bellows 1991) y enemigos naturales (Cock 1986; Gerling 1990; Polaszek *et al.* 1992) de la mosquita blanca han sido ampliamente investigadas. Los insectos escama o cóccidos (Hom.: Coccidae) también son plagas de gran importancia, especialmente en huertos. Programas de control biológico de gran envergadura se han requerido para controlar escamas exóticas de cítricos y de otros árboles frutales, sobre todo en los Estados Unidos de América (DeBach & Rosen 1976).

La mosquita blanca y los cóccidos son homópteros con aparato bucal picador-chupador, por lo que extraen líquidos del floema de las plantas; ello les permite actuar como vectores de virus. Los homópteros presentan una metamorfosis

incompleta, con sólo tres estados: huevo, ninfa y adulto. El estado adulto farato es descrito como la "pupa" de la mosquita blanca, pero en realidad, no lo es.

Las mosquitas blancas y las escamas tienen una distribución cosmopolita. Se han descrito alrededor de 1200 especies de mosquitas blancas de las cuales 63% son especies tropicales (Bink-Moene & Mound, 1990). *Bemisia tabaci* (Gennadius) y *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) son las más importantes economicamente (Hilje & Arboleda 1993), aunque un biotipo de *B. tabaci*, el biotipo "B", se ha descrito como una especie nueva, *B. argentifoli* Bellows & Perring y parece ser una plaga aun más seria que las otras (Perring *et al.* 1993; Bellows *et al.* 1994; Brown *et al.* 1995). La taxonomía de este grupo de insectos es compleja. Los adultos de varias especies se parecen mucho. Por ésta y otras complicaciones, los especialistas al separar especies se basan sobre todo en las características del cuarto estado ninfal (Mound & Halsey 1978).

El uso continuo de insecticidas sintéticos en el control de la mosquita y las escamas puede provocar la aparición de individuos resistentes. En el caso de la mosquita blanca este proceso de selección es rápido por desarrollarse varias generaciones durante un solo ciclo de cultivo (Dittrich *et al.* 1990). Además, debido a que los estados inmaduros de estos insectos se desarrollan en el envés de las hojas o en grietas en la corteza de los árboles, la acción de los insecticidas no es tan efectiva y por lo tanto se tienen que realizar más aplicaciones. En homópteros, como en muchos otros grupos de plagas, el efecto de los insecticidas utilizados para su control es a menudo más severo contra los enemigos naturales que contra la plaga misma (Irving & Wyatt 1973; Perera 1982; Hoelmer & Dahlsten 1993). A veces, los enemigos naturales también pueden desarrollar resistencia contra ciertos insecticidas (Rosenheim & Hoy 1986). Estas plagas cuentan con enemigos naturales tales como arañas, hormigas, coccinélidos, hongos, y varios grupos de parasitoides himenópteros. El grupo de parasitoides más importante lo representan los afelínidos. La biología de muchos afelínidos es notable y tiene gran relevancia en su utilización en programas de control biológico. Por ejemplo, el análisis publicado por Greathead (1986) sobre programas de control biológico "clásico" dejó claramente establecido el hecho de que la utilización de afelínidos ha sido más exitosa que la utilización de cualquier otra familia de parasitoides. Hochberg & Hawkins (1994) han sugerido que el éxito de los programas de control biológico contra estos homópteros ha demostrado que dichas plagas no tienen refugio para escapar de sus parasitoides.

RELACION HUESPED-PARASITOIDE EN LOS APHELINIDAE

Los Aphelinidae son parasitoides diminutos (1 mm o menos de longitud). Comúnmente son de color amarillo, gris, negro o una combinación de estos colores. Las especies de esta familia atacan a una diversidad de huéspedes, principalmente dentro del orden Homoptera y en particular de las familias Aleyrodidae (mosquitas blancas), Coccidae (escamas), Aphididae (pulgones) y Eriosomatidae (pulgón lanífero del manzano) (Clausen 1940). Los afelínidos se caracterizan por tener ocho o menos segmentos antenales. Además el segundo par de patas presenta una espolón tibial largo y delgado. La mayoría de las especies tienen tarsos de cinco artejos (algunas cuentan con cuatro). El abdomen se muestra ampliamente unido al tórax; la vena marginal de las alas anteriores es alargada y las venas postmarginal y estigmal son reducidas (Arredondo 1993).

En los afelínidos como en otros himenópteros, las especies son arrenotocas; esto es, los machos son haploides mientras que las hembras son diploides. Las hembras apareadas pueden depositar huevecillos que dan lugar a ambos sexos, mientras que las no apareadas solo depositan huevecillos que dan lugar a machos. Las hembras apareadas pueden producir machos o hembras por medio de una fertilización selectiva de sus huevecillos. Este fenómeno es clave en las relaciones entre huésped y parasitoide (Walter 1983a; Williams & Polaszek 1995). Debido a que en esta familia las relaciones con el huésped son complejas, se describen a continuación con detalle con el fin de evitar que el lector se confunda.

Dentro de los afelínidos existen cinco géneros que presentan diferenciación de sexos en relación con los huéspedes. Sin excepción, las hembras siempre se desarrollan como endoparasitoides solitarios primarios de mosquitas blancas, escamas, etc., mientras que los machos solitarios se desarrollan como ectoparasitoides, hiperparasitoides o endoparasitoides de huevos de lepidópteros. Estas diferencias han sido descritas anteriormente como una diferenciación de desarrollo, o relación de sexos (Flanders 1936a, 1936b), adelfoparasitismo (Zinna 1961, 1962), hiperparasitismo ligado con el sexo (Williams 1977), o ditroficidad sexual (Yanosh 1980). Después del descubrimiento de este fenómeno, Flanders (1936a, b, c) intentó por primera vez basar la clasificación en la conducta de oviposición de la hembra. Este sistema se basó en cambios irreales de la conducta de la hembra después del apareamiento y por lo tanto tuvo poco uso taxonómico (Flanders 1959). Zinna (1961, 1962) entonces propuso una clasificación más detallada basada en el desarrollo hiperparasítico del macho, pero no hizo distinción entre las formas diferentes del hiperparasitismo. Walter (1983a) revisó la clasificación de este grupo utilizando el término "heteronomía" que significa "sujeto a las diferentes reglas o modos de desarrollo". La terminología propuesta por Walter (1983a) depende únicamente de la divergencia natural del desarrollo

del macho en parasitoides heterónomos. Como ya se indicó, la hembra siempre se desarrolla como endoparasoide de homópteros, pero el desarrollo de los machos permite que el grupo pueda ser clasificado bajo tres grupos:

- a) Parasitoides dífagos. Ambos sexos son parasitoides primarios de algunos huéspedes, pero los huevos haploides son depositados externamente y la larva macho es ectófaga.
- b) Hiperparasitoides heterónomos. El macho se desarrolla externa o internamente en los estados preimaginales de parasitoides primarios, es decir, el macho es hiperparasitoide de su propia especie o de especies afines.
- c) Parasitoides heterotróficos. El macho se desarrolla como endoparasoide primario de huevos de lepidópteros.

El parasitismo heterónimo ha sido documentado de modo inequívoco en los géneros: *Coccophagoides*, *Coccophagus*, *Encarsia*, *Lounsburyia* y *Coccobius* (los géneros *Aneristus*, *Euxanthelus*, *Physcus*, *Prococcophagus* y *Prospaltella* mencionados por Walter (1983a) son ahora sinónimos de los cinco géneros antes citados). Ciertas especies de *Pteroptrix* y *Ablerus* también pueden ser heterónomos (Walter 1983a). Adicionalmente, todos estos géneros contienen especies que no son heterónomas. Es decir, en estos casos las relaciones con los huéspedes son normales y ambos sexos se desarrollan como parasitoides solitarios convencionales (parasitoides endo o ectófagos primarios). Walter (1983a) presentó una lista de nueve especies de parasitoides dífagos y mientras que esta dualidad en el sitio de consumo puede tener implicaciones en términos de diferencias en la probabilidad del hiperparasitismo para cada sexo, o un impacto diferencial del sistema inmunológico del huésped en los sexos, probablemente no tiene gran relevancia sobre el éxito de estos parasitoides en programas de control biológico, y no se considerará mas aquí. En el caso de los parasitoides heterófagos, estudios recientes han demostrado la validez de este grupo basado en estudios con dos especies: *Encarsia porteri* (Mercet) y una especie de los Estados Unidos de América aun no descrita formalmente (Polaszek *et al.* 1995). Los machos de estas especies no pueden desarrollarse como hiperparasitoides, sino únicamente como parasitoides primarios de huevecillos de lepidópteros. Es probable que las identificaciones previas de algunas especies de parasitoides dífagos (e.g. *Encarsia lutea* Masi) no sean correctas (Stoner & Butler 1965; Williams & Polaszek 1995). Queda claro que aún se requiere de un mayor número de estudios sobre la biología y ecología de los parasitoides heterotróficos.

De los tres grupos mencionados anteriormente los hiperparasitoides heterónomos parecen ser los más notables. De acuerdo a su forma de reproducción, un macho puede desarrollarse dentro de una de sus hermanas. Es decir, una hembra al ovipositar puede seleccionar y atacar a una de sus hijas para la producción de un

hijo. Además, especies de este grupo exhiben dos estrategias adicionales de oviposición para la producción de machos: hiperparasitismo directo ó indirecto (Flanders 1943, 1963). En el caso del hiperparasitismo directo, la hembra oviposita en o sobre una larva o pupa de un himenóptero de una especie determinada. Este es el tipo de hiperparasitismo observado en la mayoría de las especies hiperparasíticas. En el caso del hiperparasitismo indirecto, la hembra ataca un huésped no parasitado (huésped primario) y deposita dentro un huevecillo macho. Este huevecillo se desarrolla durante unos días pero la larva no sale del huevecillo, y queda quiescente en los tejidos del huésped primario (ninfa de escama o mosquita blanca) hasta que un huevecillo de un parasitoide primario es depositado dentro del mismo huésped. Cuando la larva del parasitoide primario empieza a consumir el huésped, provoca el desarrollo completo de la larva del hiperparasitoide, que entonces, comienza a alimentarse como hiperparasitoide ectoparasítico. Walter (1983a) consideró que los hiperparasitoides heterónomos (directos e indirectos) podrían ser clasificados dentro de tres categorías:

- a) Autoparasitoides obligados. Los machos únicamente hiperparasitan a su misma especie.
- b) Autoparasitoides facultativos. Los machos son hiperparasitoides de su misma especie o de individuos de otras especies.
- c) Alopasitoides. Los machos hiperparasitan únicamente a otras especies.

Recientemente, Williams & Polaszek (1995) reexaminaron la evidencia sobre la existencia de estos tres grupos. Encontraron que para los autoparasitoides obligados (once especies en la lista de Walter 1983a), realmente no existen casos comprobados en la literatura. Desde la perspectiva de una hembra, el concepto de utilizar a sólo su propia especie para la producción de hijos parece demasiado restrictivo, sobre todo si existen otras especies de endoparasitoides de homópteros disponibles como huéspedes alternativos. En general, se documenta en la literatura la habilidad del macho para desarrollarse en una hembra de su misma especie, pero nunca tiene la necesidad de hacerlo. Para los alopasitoides (cinco especies en la lista de Walter 1983a), se puede ver que existen en realidad hiperparasitoides heterónomos que atacan sólo a otras especies de endoparasitoides para la producción de machos, pero esto es el resultado del comportamiento oviposicional de la hembra o la fisiología de la larva hiperparasítica. En las tres especies donde este mecanismo se ha verificado son conocidas como hiperparasitoides indirectos. En el caso de *Coccophagus malthusi* Girault, los huevecillos hembras se depositan en cóccidos del género *Ceroplastes* mientras que los huevecillos machos se ponen en cóccidos de otros géneros. Así, por definición, un macho no puede hiperparasitizar una hembra de su misma especie (Annecke 1964; Annecke & Insley 1974). En *Coccophagus basalis* Compere y *Lounsburyia trifasciata*

(Compere) un mecanismo fisiológico previene el hiperparasitismo de la misma especie. La larva de una hembra de la misma especie no consume suficientes fluidos del cuerpo del huésped para estimular la salida de la larva macho quiescente. En contraste, la larva de *Metaphycus* sp. consume todo el cuerpo del huésped, provocando la salida del hiperparasitoide macho y en consecuencia se presenta hiperparasitismo (Flanders 1936c; Flanders *et al.* 1961).

En el caso de los hiperparasitoides heteronómos las relaciones con sus huéspedes son en realidad mucho más flexibles que las sugeridas por la clasificación de Walter (1983a). El autoparasitismo obligado y el aloparasitismo probablemente reflejan los extremos de un abanico de repuestas facultativas que son determinadas por las limitaciones fisiológicas o comportamentales afectando al parasitoide cuando se presenten diversas oportunidades reproductivas. Probablemente la gran mayoría de los hiperparasitoides heteronómos son facultativos (Williams & Polaszek 1995). El sistema de clasificación de Walter (1983a), simplificado por Williams & Polaszek (1995), se presenta en Fig.1.

CARACTERISTICAS BIOLÓGICAS DE HIPERPARASITOIDES HETERONOMOS

En el cuadro 1 se presenta un resumen de algunas características biológicas importantes de los hiperparasitoides heteronómos. En general, tales características son similares a las exhibidas por otros afelínidos típicos. Las diferencias se acentúan, sobre todo, al analizar la forma reproductiva tan peculiar de los hiperparasitoides heteronómos.

Gama de huéspedes. La gama de huéspedes apropiada para el desarrollo de los hiperparasitoides puede variar para cada sexo. Por ejemplo, es posible encontrar situaciones en que la hembra es polífaga pudiendo utilizar varias especies de mosquita blanca para su desarrollo, mientras que el macho (por razones de compatibilidad) está restringido a una o dos especies de himenópteros para su desarrollo hiperparasítico, y viceversa (Flanders 1939, 1959; Flanders *et al.* 1961; Fisher 1961; Gerling 1967; Williams 1972; Kuenzel 1975 Viggiani 1984; Polaszek *et al.* 1992; Williams 1995; Ehler 1995). En términos generales, las tendencias en la gama de huéspedes para ambos sexos dependerá de diversos aspectos físicos o fisiológicos del proceso de desarrollo, y también de las condiciones ecológicas.

Un ejemplo de limitaciones físicas lo representa el tamaño del huésped. Si el huésped es demasiado grande, el parasitoide no lo puede consumir todo y no podría pupar dentro de un huésped consumido parcialmente, mientras que en un huésped muy pequeño, no habría recursos suficientes para completar el desarrollo normal del afelínido (Flanders 1939; Flanders *et al.* 1961; Gerling & Bar 1971; Williams 1972; Walter 1983b).

Cuadro 1
Características biológicas de 6 especies de hiperparasitoides heterónomos

Parasitoide	Huésped	Temp. (°C)	Promedio o rango de tiempos de desarrollo, huevecillo-adulto (días) (a,d)	Promedio longevidad del adulto (días) (a)	Fecundidad total (huevecillos/hembra)	Tasa diaria oviposición (huevecillos/día) (Promedio)	Referencia
<i>Coccobius seminotus</i>	<i>Aulacaspis tegalensis</i>	20	18-19 H 15-17 M	40H (b)	80	2.0 (e)	Williams (1972)
<i>Coccophagoides utilis</i>	<i>Parlatoria oleae</i>	26	26 H 24 M	18H 14M (b)	26.4		Broodryk & Douth (1966)
<i>Coccophagus atratus</i>	<i>Filippa gemina</i>	26	33.0 H 28.9 M	12H (c)	46 (e)		Donaldson & Walter (1988) Donaldson <i>et al.</i> (1986)
<i>Encarsia deserti</i>	<i>Bemisia tabaci</i>	25	11-28 H 11-13 M	25H (b)	61.4 (e)	5.1	Gerling <i>et al.</i> (1987)
<i>Encarsia pergandiella</i>	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	24	15 H 13-14 M	27.4H (c)	48.5	5.1	Gerling (1966)
<i>Encarsia tricolor</i>	<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	24	18.0-22.3H 14.8-17.5M	16H (c)	113 (e)		Avilla & Copland (1987) Artigues <i>et al.</i> (1992)
<i>Encarsia tricolor</i>	<i>Aleyrodes proletella</i>	25	18.7-22.3H 14.3-19.9M	16.9H 13.8M (b)	85.4	7.3	Williams (1995)

Notas:

- (a) H = hembra, M = macho
 (b) longevidad con dieta de miel
 (c) longevidad con dieta incluyendo huéspedes
 (d) usualmente depende en estado de huésped parasitado
 (e) valor estimado de la gráfica

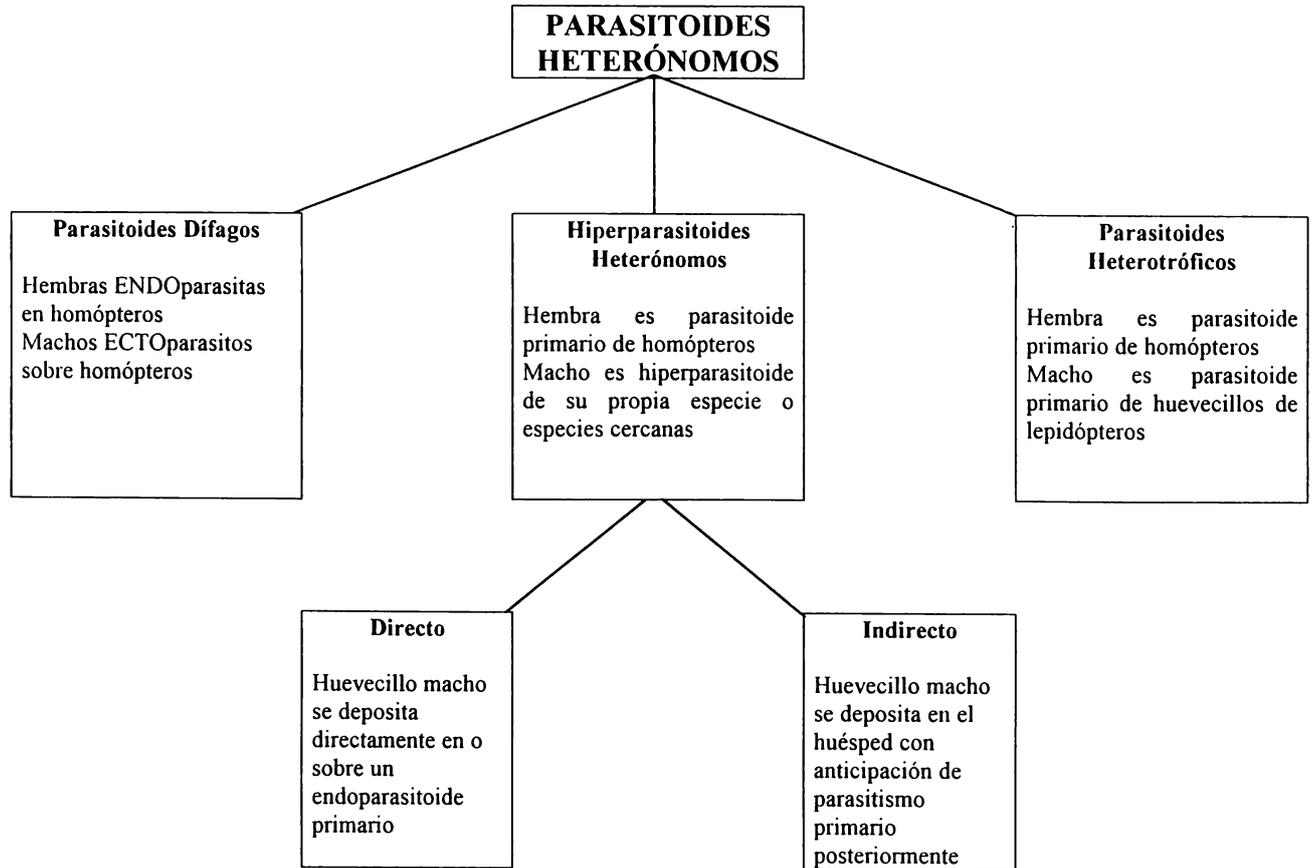


Figura 1

Sistema de clasificación de parasitoides heterónomos propuesto por Walter (1983a) y simplificado por Williams & Polaszek (1995).

A estas alturas es importante recalcar que no deben confundirse los efectos del tamaño del huésped con efectos del estadio del huésped, porque en afelínidos es común retrasar su crecimiento hasta que el huésped ha llegado a un estado suficientemente grande para el desarrollo completo del parasitoide (Viggiani 1984; Walter 1983b). En el campo, la disponibilidad de huéspedes apropiados para hembras o machos, en espacio y tiempo, también sería de suma importancia en la determinación del impacto de hiperparasitoides heterónomos sobre poblaciones de homópteros y sus otros enemigos naturales himenópteros (Kuenzel 1975; Donaldson & Walter 1991b).

Encarsia tricolor Förster y *Coccophagus atratus* Compere son ejemplos de especies con ambos sexos polífagos. La hembra de *E. tricolor* ha sido registrada en 10 especies de mosquita blanca (particularmente *Trialeurodes vaporariorum*, *Aleyrodes proletella* (L.) y *Aleurotrachelus jelinekii* [Frauenfeld]), mientras que el macho ha sido observado en 7 especies de himenópteros incluyendo hembras conespecíficas (Williams 1995). Hembras de *C. atratus* se registraron en el Sur de Africa atacando principalmente al cóccido *Filippia gemina* De Lotto pero también se observaron a niveles bajos en los cóccidos, *Gascardia* spp. y *Saissetia* spp.. Los machos de *C. atratus* se han señalado como hiperparasitoides de su propia especie, un encyrtido *Metaphycus* sp. y de varias especies de parasitoides no identificados en el huésped primario *Saissetia* spp. (Donaldson *et al.* 1986). En *Coccobius* (antes *Phycus*) *seminotus* (Silvestri) la hembra parece ser casi monófaga en la escama de caña, *Aulacaspis tegalensis* (Zhnt), mientras que el macho puede desarrollarse en *Coccobius subflavus* (Annecke & Insley), el encyrtido *Adelencrytus miyarai* Tachikawa, en *Tetrastichus* sp. (que es un hiperparasitoide eulófidio de *A. miyarai*) o en conespecíficos (Williams 1972).

En contraste, el hiperparasitoide heterónimo *Coccophagoides utilis* Doutt introducido en California para el control de la escama del olivo (*Parlatoria oleae* [Colvee]) está completamente supeditado en su reproducción a este huésped. Las hembras sólo se desarrollan en este homóptero y los machos sólo se desarrollan en hembras conespecíficas (Huffaker & Kennett 1966). Consideramos importante resaltar el hecho de que esta es una situación artificial, resultado de la introducción para un programa de control biológico. Por lo tanto, es posible que en Pakistán, el país de origen del parasitoide y de la plaga, la situación podría ser muy diferente (Doutt 1966).

Morfología y desarrollo preimaginal. Diversas especies presentan el dimorfismo sexual en el huevo y en el estadio larval joven. La larva hembra siempre es endoparásita; el primer estadio de tipo himenopteriforme posee un sistema respiratorio cerrado. La larva macho marca la diferencia estructural, particularmente en el primer estadio larval. Su cuerpo está provisto de pelos o

espinas ventrales y un sistema respiratorio cerrado (en larvas jóvenes endoparásitas) o abierto (en larvas jóvenes ectoparásitas) (Walter 1983b). A continuación se presentan algunos ejemplos.

En *Coccophagoides utilis* el macho es ectoparasítico. El huevecillo macho tiene forma elongada, es translúcido y la base (pedúnculo) es utilizada para pegarse al cuerpo del parasitoide primario. Después de la oviposición el huevecillo aumenta evidentemente. En el primer estadio larval, la cabeza está bien desarrollada para alimentación ectoparasítica. El abdomen es afilado terminando redondeado en el ápice; el integumento es arrugado sobre todo el cuerpo excepto en la región de la cabeza. La segmentación no es clara y los espiráculos externos no existen, aunque los dos laterales traqueales de la línea principal con una comisura anterior están bien desarrollados. El cuerpo es ligeramente curvado ventralmente. En el segundo y tercer estadios la larva presenta el cuerpo escarabeiforme, lo cual es evidente en muchas larvas de himenópteros, y cada estadio dura 2-3 días. El cuarto estadio larval es ventralmente curvado, el cuerpo es ancho en cerca de una tercera parte de su longitud; la cabeza es algo excenta, retractable dentro del primer segmento torácico y las partes bucales son extremadamente difíciles de distinguir. El sistema traqueal está bien desarrollado, el integumento es transparente y brillante. El estado pupal tarda 8 días y en la emergencia el cuerpo es totalmente esclerotizado. La pupa macho es ligeramente más pequeña que la pupa hembra. El abdomen del macho es más delgado que en la hembra y es afilado caudalmente. En otros aspectos el macho y la hembra son parecidos (Cendaña 1937; Broodryk & Doult 1966).

En *Coccobius seminotus* el huevecillo hembra es típicamente himenopteriforme, elongado, ligeramente curvado y con el extremo redondeado. La larva hembra cuando recién es incubada tiene relativamente larga la cabeza y 13 segmentos en el cuerpo no están bien definidos. La curvatura ventral del cuerpo es pronunciada hacia la parte posterior. Los órganos internos son claramente visibles por el integumento transparente. El sistema traqueal tiene un tronco lateral conectado anterior y posteriormente por la comisura transversa, y la rama espiracular está presente en los segmentos 2-10, pero los espiráculos están ausentes. El número de estadios no fué determinado; el último estadio larval es completamente café parecido a un gusano de forma calcidoidea. La pupa hembra parece compacta y sólida, aunque algunas veces está extendida y aplanada dorsalmente. La superficie ventral dentro de los apéndices usualmente favorece mucho que la superficie dorsal. El integumento es duro, brillante y negro como el azabache, excepto por la abertura del abdomen que es café oscura y relativamente blanda. La pupa macho es más pequeña que la pupa hembra, los apéndices son relativamente mucho más largos que el tamaño del cuerpo y la cabeza es menos ancha (Williams 1972).

En *Encarsia tricolor* las hembras se desarrollan más rápido cuando el huevecillo es puesto en el tercer estadio de *Trialeurodes vaporariorum* (18.0 días de huevo a adulto) y más lento en el primer estadio (22.3 días) a 24°C. Cuando los estadios de los huéspedes son atacados antes del tercero, el parasitoide no puede desarrollarse más allá del estadio transicional número cuatro. Esto se refleja con una prolongación del desarrollo de la larva hembra. Cuando el huevecillo es puesto en el cuarto estadio, el parasitoide primario (hembra) se desarrolla dentro de un joven adulto farato de la mosquita blanca. Las hembras de *E. tricolor* son más grandes cuando se desarrollan en el tercer estadio (Avilla & Copland 1987). Para la hembra de *Encarsia lutea*, el período de desarrollo del huevecillo es de 2 a 3 días, el período larval de 9 a 15 días (de 3 hasta 5 para cada estadio), período prepupal 2 días y el período pupal de 7 a 9 días, dando una duración total del ciclo huevecillo-adulto que varía de 21 a 29 días a 27 - 34°C (Inayat *et al.* 1985).

Longevidad del adulto. La longevidad de los hiperparasitoides heterónomos depende de la temperatura, humedad, tipo de alimento disponible, oportunidades de oviposición, y el sexo del parasitoide. En la mayoría de casos, las hembras viven más que los machos conespecíficos. En general, los machos son más pequeños que las hembras, debido al desarrollo hiperparasítico del macho (Gerling 1966; Gerling & Foltyn 1987; Gerling *et al.* 1987; Avilla & Copland 1988; Williams 1995). La hembra vive típicamente alrededor de tres semanas, mientras que el macho vive unos días menos (Cuadro 1). Tal longevidad es notable si se considera el tamaño minúsculo de éstas avispidas. En este sentido, van Lenteren *et al.* (1987) observaron que el tipo de planta huésped afectó la longevidad de *Encarsia formosa* (un afelínido telitoquio, no heterónimo). Con una dieta de miel, los parasitoides vivían más en un ambiente con plantas de pepino, menos con tomate y aún menos con plantas de tabaco. Al respecto, la estructura de las hojas y las sustancias químicas volátiles de la planta podrían ser de importancia, pero el fenómeno ha sido poco estudiado y por lo tanto el impacto de estos factores no se ha determinado con exactitud.

Fecundidad. La fecundidad típica de los hiperparasitoides heterónomos se puede ejemplificar con los afelínidos. En este grupo, una hembra durante su vida produce de 30 a 100 huevecillos (Viggiani 1984) a una tasa de 4 a 8 huevecillos por día (Cuadro 1). Varios factores determinan la fecundidad. Por ejemplo, la disponibilidad de alimento, la temperatura, y las fluctuaciones en la disponibilidad de huéspedes. La disponibilidad de huéspedes para alimentación es de suma importancia debido a que los líquidos y secreciones del cuerpo de éstos son una fuente de azúcares y proteínas. Tales nutrientes proporcionan energía y aceleran la maduración de los huevecillos. Por lo tanto es común que los estudios sobre la

fecundidad de estos parasitoides registren un incremento en la producción de huevecillos unos días después de haber observado su actividad de alimentación sobre un organismo huésped (Gerling 1987; Donaldson & Walter 1988; Artigues *et al.* 1992). El comportamiento de alimentación se describe a continuación.

Donaldson & Walter (1988) observaron que el número de huevecillos maduros en los ovarios de *Coccophagus atratus* alcanzó su máximo alrededor de 12 horas después de la emergencia de la hembra adulta. Cuando se ofrecieron huéspedes primarios (escamas no parasitadas) a hembras de *C. atratus*, éstas depositaron casi todos sus huevecillos en la primera media hora. Durante las cinco y media horas siguientes, la tasa de oviposición fue notablemente inferior (casi cero). Posiblemente, la deposición de huevecillos maduros puede permitir un desarrollo más rápido de los huevecillos nuevos y así incrementar la tasa media de oviposición.

Comportamiento de oviposición y alimentación. Como en otras familias de parasitoides (Waage 1978, 1979) durante la acción de búsqueda, las hembras de *Encarsia deserti* responden a las secreciones del huésped reduciendo su velocidad de desplazamiento e incrementando los ángulos entre cada giro (Shimron *et al.* 1992). El mecanismo anterior da como resultado un incremento en la permanencia de la hembra en áreas con secreciones del huésped. Una vez que una hembra ha localizado a un huésped, el comportamiento de oviposición que exhibe se puede dividir en cuatro fases. Primero, la hembra examina al huésped con sus antenas y lo monta. Segundo, empieza a tamborilear sobre el huésped con las antenas; durante este proceso puede dar varias vueltas sobre el huésped. Tercero, adopta la posición de perforación y empieza a perforar la cutícula del huésped con su ovipositor. Cuarto, baja del huésped e inicia un período de limpieza. Usualmente dicho comportamiento es muy parecido al que exhibe el afelnido teliotoko, *Encarsia formosa* Gahan (van Lenteren *et al.* 1976), aunque también algunas variaciones han sido observadas (e.g. Dowell *et al.* 1981). El comportamiento de oviposición es muy similar en casos de parasitismo primario o hiperparasitismo; la diferencia más importante radica en la duración de la perforación. Para depositar un huevecillo de un macho, la hembra del hiperparasitoide heterónomo debe perforar el integumento del huésped primario, y en caso de que el macho sea un endohiperparasitoide, también el integumento del parasitoide primario. Ello provoca que los tiempos de perforación para huevecillos machos son a veces el doble o más, del tiempo que se requiere para depositar un huevecillo que dará origen a una hembra (Donaldson *et al.* 1986; Williams 1995).

El comportamiento de alimentación es semejante al de oviposición. Después de un período de perforación, la hembra se da la vuelta y bebe los líquidos que emanan de la herida del huésped. Adicionalmente, muchos afelnidos se alimentan

de gotitas azucaradas que excretan estos homópteros. El uso de huéspedes con fines únicamente de alimentación del parasitoide adulto es un fenómeno común en los afelínidos (Bartlett 1964). En tal situación, una hembra deberá decidir si utilizará un huésped para ovipositar o para alimentarse. Al alimentarse de un huésped podrá utilizar las proteínas para la producción de más huevecillos en los siguientes días. Sin embargo, si los huéspedes son raros, su utilización como sustrato alimenticio representará la pérdida de una oportunidad reproductiva. Hay especies que se alimentan del huésped después de haber ovipositado, e.g. *Coccophagus gossypariae* Gahan (Ceianu 1968), *C. semicircularis* (Förster) (Jarraya 1975), *C. atratus* (Donaldson *et al.* 1986). Estructuras específicas, tales como tubos de alimentación para ayudar durante el proceso de alimentación, pueden estar involucradas en este comportamiento (Jervis & Kidd 1986). Algunos modelos sobre la evolución del comportamiento de alimentación en parasitoides han predicho que en el caso de parasitoides que requieren de recursos energéticos para su mantenimiento diario, la alimentación ocurriría como proceso independiente de la oviposición y sin que el número de huevecillos maduros que una hembra tiene para ovipositar influya sobre este proceso (Chan & Godfray 1993). Lo anterior se ha observado, por ejemplo, en el afelínido *Aphytis lignanensis* y *A. melinus* (Rosenheim & Rosen 1992; Collier 1995). La utilización de huéspedes como fuente de alimento en lugar de sustrato de oviposición es un factor de mortalidad en la población de huéspedes que no es aparente a primera vista. Sin embargo, este proceso puede coadyuvar significativamente sobre el impacto global que estas avispitas tienen como agentes de control biológico.

Preferencias oviposicionales. Mientras que muchos afelínidos tienen la capacidad de desarrollarse dentro de todos los estados inmaduros del huésped, normalmente existen preferencias marcadas por algún estado en particular. Tales preferencias se hacen evidentes cuando se ofrece a la hembra una gama de opciones oviposicionales. Por ejemplo, en los casos de *Encarsia deserti* Gerling & Rivnay, *E. lutea* y *E. tricolor*, individuos de estas especies prefieren depositar sus huevecillos hembra en ninfas de tercer o iniciando el cuarto estadio de varias especies de mosquita blanca (Gerling *et al.* 1987; Gerling & Foltyn 1987; Artigues *et al.* 1992a). Además, cuando se ofrecen a una hembra estados no preferidos, ésta probablemente los atacará pero sólo con fines alimenticios y no para oviposición (Williams 1995). En el caso de hembras de *Coccobius seminotus*, éstas sólo atacaron a escamas hembras de *Aulacaspis tegalensis* (escama de la caña) debido a que los machos del huésped eran demasiados pequeños para soportar el desarrollo del parasitoide (Williams 1972).

Existen muy pocos estudios sobre preferencias oviposicionales de hiperparasitismo en especies de hiperparasitoides heterónomos, y aún aquellos que

existen dicen la misma cosa. En *Encarsia deserti* y *Coccophagus cowperi* Girault las hembras prefirieron hiperparasitar a conespecíficos en los estados de larva madura o pupa joven, sobre cualquier otro estado (Gerling 1987; Wilk & Kitayama 1981). En *Encarsia tricolor*, todos los estados de la hembra inmadura conespecífica pudieron ser atacados por el macho hiperparasitoide, sin embargo el desarrollo del macho fue más rápido en pupas jóvenes (Avilla & Copland 1987; Williams 1995).

La habilidad de los afelínidos para detectar y discriminar huéspedes ya parasitados es de gran importancia en sus decisiones oviposicionales. Sin embargo, hay algunos estudios de superparasitismo de huéspedes primarios (Williams 1972; Gerling & Foltyn 1987; Gerling *et al.* 1987; Hunter 1989; Artigues *et al.* 1992b) y secundarios (Hunter 1989; Avilla *et al.* 1991). Superparasitismo es el fenómeno donde se depositan más huevecillos en un huésped que la cantidad que éste puede soportar. Para los parasitoides afelínidos solitarios, el superparasitismo ocurre cuando más de un huevecillo conespecífico es depositado en el huésped. Gerling (1983) observó una correlación negativa entre la frecuencia de superparasitismo primario de *Trialeurodes vaporariorum* por *Encarsia transvena* (Timberlake) (entre otras especies) y la frecuencia de parasitismo de *T. vaporariorum* por una especie de *Eretmocerus*. Las razones posibles para tales cambios en la tendencia de parasitismo son descritos en la próxima sección.

La incidencia de superparasitismo parece incrementarse en condiciones donde los huéspedes son poco comunes, aunque la especie de huésped secundario puede afectar tendencias de superparasitismo (Avilla *et al.* 1991) y la densidad de huéspedes secundarios relacionada a huéspedes primarios (Hunter 1989). Sólo un parasitoide puede desarrollarse dentro de cada huésped, y parecen ser mecanismos fisiológicos o físicos los que eliminan los huevecillos o larvas de conespecíficos en huéspedes superparasitados (Gerling 1966; Williams 1972; Artigues *et al.* 1992). Así, existe una lucha entre los parasitoides inmaduros para eliminar a sus competidores y utilizar todos los recursos del huésped para su propio crecimiento. En este aspecto, la primera larva que eclosiona tiene una gran ventaja sobre sus conespecíficos no eclosionados.

SELECCION DEL TIPO DE HUESPED Y RELACION DE SEXOS

El fenómeno de arrenotokia es la característica básica que permite que los afelínidos puedan mostrar biologías heterónomas que les permite depositar huevecillos de sexos diferentes en distintos huéspedes o en lugares diferentes en la misma especie de huésped. En el caso particular de los hiperparasitoides heterónomos, las decisiones oviposicionales son inicialmente muy complicadas. En hiperparasitoides heterónomos directos, una hembra fertilizada debe tomar la

decisión sobre cual de los huéspedes disponibles va a seleccionar para ser parasitado. Al mismo tiempo, está tomando una decisión sobre el sexo de su progenie.

Una nueva hipótesis. Godfray & Waage (1991) describieron un razonamiento clave en relación a que la estrategia óptima de la selección de huéspedes dependerá en el tipo de limitaciones enfrentadas durante el proceso de reproducción del parasitoide. Cuando ambos tipos de huéspedes (parasitados y no parasitados) ocurren en abundancia, la reproducción de una hembra está limitada por su tasa de producción de huevecillos. Normalmente esta tasa es baja en afelinidos (Vet & van Lenteren 1981; Viggiani 1984; Jervis & Kidd 1986). Mientras no existan factores como apareamiento no fortuito o gastos diferenciales en la producción de uno de los dos sexos, la hembra invertirá por igual sus recursos (huevecillos y tiempo explorando huéspedes) en hijos e hijas. Si cada sexo tiene el mismo éxito reproductivo, la relación de los sexos será la misma, i.e. 1:1 (Fisher 1930).

Cuando los huéspedes son poco abundantes, el parasitoide está limitado por la tasa de descubrimiento de huéspedes. Bajo estas circunstancias no tendría sentido rechazar ningún huésped. Tiene más sentido aceptar y ovipositar dentro de cada uno de los pocos huéspedes encontrados, sin importar el sexo de la progenie. Es importante resaltar el hecho de que en esta situación la teoría de Fisher no puede ser invocada, debido a que no hay un balance entre la producción de hijos y la producción de hijas. En consecuencia la relación de sexos observada a nivel poblacional será consecuencia directa de la tasa de localización de huéspedes para cada sexo; es decir, reflejará la abundancia relativa de huéspedes parasitados (para desarrollo de machos) y no parasitados (para desarrollo de hembras) en el medio ambiente.

El sustento de estas predicciones proviene de dos estudios independientes con el hiperparasitoide heterónimo, *Encarsia tricolor* dada una selección de huéspedes parasitados y no parasitados. Bajo condiciones en que la tasa de reproducción pareció limitada por la tasa de producción de huevecillos (alta abundancia de huéspedes) la proporción de sexos observado fue igual (Williams 1991), mientras que bajo condiciones en que la disponibilidad de huéspedes estaba restringida, la proporción de huéspedes de cada tipo influyó en la proporción de sexos (Avilla *et al.* 1991). Recientemente, Hunter & Godfray (1995) demostraron la validez de la hipótesis de Godfray & Waage (1991). Usando a *Encarsia tricolor* y la mosquita blanca, *Trialeurodes vaporariorum*, se observó que en condiciones de bajas densidades (tasas bajas de localización de huéspedes), *E. tricolor* produjo proporciones de sexos que reflejaron la abundancia relativa de cada tipo de huésped (parasitado y no parasitado). Conforme la densidad de huéspedes se incrementaba, cambió la proporción de los sexos producida, por una más uniforme.

Esta relación se predijo para un cambio gradual de condiciones en que la reproducción del parasitoide se limita por la disponibilidad de huéspedes o por la disponibilidad de huevecillos (tasa de producción de huevecillos). Este estudio tiene gran relevancia en el uso de hiperparasitoides heterónomos en programas de control biológico, porque indica que la densidad de huéspedes influirá en la proporción de sexos del parasitoide a nivel poblacional. En el campo, se han registrado fluctuaciones en la proporción de los sexos de hiperparasitoides heterónomos que reflejan la proporción de huéspedes de cada tipo (Flanders 1942, 1967; Zinna 1961, 1962; Kuenzel 1975; Williams 1977; Donaldson & Walter 1991). Tales fluctuaciones están de acuerdo con la teoría de Godfray & Waage (1991) para parasitoides limitados en su reproducción por la tasa de localización de huéspedes.

Otros factores de importancia. Factores que podrían complicar la selección de huéspedes y la proporción de sexos incluyen la competencia local de las parejas "local mate competition" (Hamilton 1967) y las diferencias en los gastos por la producción de cada sexo (Colgan & Taylor 1981). Sin embargo, estudios empíricos indican que estos factores probablemente no son muy importantes en hiperparasitoides heterónomos (Williams 1972; Donaldson *et al.* 1986; Donaldson & Walter 1991). La teoría interesante de Godfray & Waage (1991) no se acepta en su totalidad. Se propuso que un parasitoide no experimenta un ambiente de limitaciones puras (de tiempo o de huevecillos) como se consideró en el modelo de Godfray & Waage, y no tiene conocimiento de las oportunidades reproductivas futuras que podrían cambiar durante la vida de la hembra parasitoide (Walter & Donaldson 1994, Godfray & Hunter 1994). Sin embargo, tales críticas se hicieron antes del experimento de Hunter & Godfray (1995) el cual apoyó fuertemente a esta teoría.

Se ha demostrado que microorganismos y elementos genéticos infectan y cambian la proporción de los sexos en varias especies de parasitoides himenópteros por la influencia del microorganismo (Skinner 1982; Werren *et al.* 1988; Stouthammer *et al.* 1990). *Encarsia pergandiella* Howard es un hiperparasitoide heterónimo en el que una infección de este tipo puede resultar en la pérdida del genoma paterno en huevecillos fertilizados (hembras diploides), lo que ocasiona que tales huevecillos se desarrollen como machos. Por eso, hasta 39% de los machos se desarrollan como parasitoides primarios. La transmisión del factor causal no fué muy alta, ya que solo la mitad de las cópulas entre hembras y machos infectados resultó en la producción de machos primarios. Se cree que el organismo responsable es un virus o "transposon" que se transmite por la línea del macho (Hunter *et al.* 1993). Distorsiones en la proporción de los sexos por bacterias han sido observadas en otro afelinido. *Encarsia formosa* es usualmente

teliotoca (produce solo hembras partenogénicamente), pero después del tratamiento con un antibiótico, produjo machos como parasitoides primarios en grandes cantidades. Tales machos no pudieron inseminar exitosamente a las hembras (Zchori-Fein *et al.* 1992). La incidencia de tales enfermedades en poblaciones de afelnidos de otras especies no se conoce, aunque la posibilidad de distorsionar la proporción de sexos se debería considerar en programas de cría masiva o investigaciones de la biología reproductiva de estas especies.

La observación de que los hiperparasitoides heterónomos prefieren atacar otras especies, más que su misma especie para la producción de machos, es intrigante y de alta importancia para el uso de estos parasitoides en control biológico. Avilla *et al.* (1991) y Williams (1991) informaron que *Encarsia tricolor* prefirió hiperparasitar inmaduros de *E. formosa* o *E. inaron* (Walker), más que a su misma especie. Este podría ser un mecanismo para evitar el hiperparasitismo de su propia progenie. Es decir, siempre hay un riesgo de que un hiperparasitoide heterónimo podría atacar sus propias hijas para la producción de hijos. El hiperparasitismo de otras especies es una manera de asegurar que sólo los huéspedes no relacionados son hiperparasitados. Para *E. tricolor* que ataca a *E. formosa* existe una ventaja adicional en que los machos que se desarrollan en *E. formosa* son más grandes que los machos que se desarrollan en conespecíficos; con parasitoides más grandes se espera obtener un mayor éxito reproductivo.

USO DE HIPERPARASITOIDES HETERONOMOS EN PROGRAMAS DE CONTROL BIOLÓGICO

En los modelos de la dinámica poblacional de hiperparasitoides heterónomos se ha indicado que las poblaciones de estos parasitoides pueden mostrar propiedades notables de estabilidad. Hassell *et al.* (1983) cambiaron los modelos clásicos de Nicholson-Bailey para tomar en cuenta las diferencias entre los sexos en las relaciones de huéspedes. Supusieron que una hembra se desarrollaría de cada huésped atacado una vez, mientras que un macho se desarrollaría en cada huésped atacado más de una vez. En los modelos se cambiaron las oscilaciones neutras a un equilibrio estable con la adición de cualquier heterogeneidad en las tendencias de ataques de los hiperparasitoides heterónomos. Además, estas avispidas mostraron propiedades de estabilización cuando se introdujeron a sistemas de tres especies: huésped-hiperparasitoide heterónimo-hiperparasitoide. Atribuyeron el éxito singular obtenido en programas de control biológico a la naturaleza estabilizante de las dinámicas poblacionales de hiperparasitoides heterónomos.

Realmente, la tendencia de ataques de hiperparasitoides heterónomos puede ser claramente heterogéneo (no aleatorio). Summy *et al.* (1985) mostraron una

relación directa y dependiente de la densidad del huésped entre la agregación del parasitoide y la mortalidad de la plaga en experimentos en jaulas con *Encarsia opulenta* Silvestri y la mosca prieta de los cítricos (*Aleurocanthus woglumi* Ashby). Tal parasitismo causó altos niveles de mortalidad en porciones de alta densidad del huésped, mientras que las de baja densidad actuaron como refugio y permitieron la persistencia de la población del huésped. La acción entre el refugio para la plaga y el parasitismo dependiente de la densidad pueden resultar en niveles de infestación estables y de baja densidad, en los cuales el parasitoide puede mantener a la plaga bajo control efectivo. Tal estabilidad en la interacción puede explicar el éxito de *E. opulenta* en el control de *A. woglumi*, originalmente en México y después en los Estados Unidos de América (Flanders 1969; Summy *et al.* 1983; Summy & Gilstrap 1992).

El control de la escama del olivo (*Parlatoria oleae*) con el uso de *Aphytis paramaculicornis* DeBach & Rosen y *Coccophagoides utilis* es un ejemplo clásico de control biológico por afelínidos. *C. utilis* es un hiperparasitoide heterónimo directo, mientras que *A. paramaculicornis* es un parasitoide convencional y por su desarrollo ectoparasítico, no es un huésped apto para los machos de *C. utilis*. En 1952, *A. paramaculicornis* se estableció bien en California y produjo un decaimiento en la densidad de la escama. En lugares donde el establecimiento fué adecuado, la densidad de la población de escamas disminuyó más del 90% (Doutt, 1954). Después de 1962, el impacto de control por *C. utilis* fué notable. Esta especie atacó las generaciones de la escama durante épocas secas de alta temperatura en California, en condiciones en que *A. paramaculicornis* no funcionaba bien. Huffaker *et al.* (1986) analizaron las tendencias del parasitismo para las dos especies durante cerca de 25 años de control. En este período, la densidad de la escama bajó a niveles casi no detectables y el porcentaje de parasitismo por *A. paramaculicornis* disminuyó mientras que el porcentaje de parasitismo de *C. utilis* no cambió significativamente. Cuando la densidad de la escama cayó a niveles extremadamente bajos el parasitismo por *C. utilis* se elevó (hasta 45-50%). La eficiencia del comportamiento de búsqueda para *C. utilis* debe ser muy alta. Tales observaciones apoyan la creencia de que los hiperparasitoides heterónomos tienen poblaciones de alta estabilidad. La tendencia del parasitismo fue positivamente dependiente de la densidad del huésped para *A. paramaculicornis* pero negativa para *C. utilis*. En conjunto, la tendencia del parasitismo fue positivamente dependiente de la densidad de la plaga (Huffaker *et al.* 1986) aunque en un análisis previo, Murdoch *et al.* (1984) habían concluido que no existía evidencia de tal regulación. Sin embargo, el control de la escama del olivo es un ejemplo de libro de texto sobre el control biológico cuando los afelínidos actúan de un modo complementario.

PROBLEMAS CON EL USO DE HIPERPARASITOIDES HETERONOMOS

La notable biología reproductiva de los hiperparasitoides heterónomos es la característica única que indica su éxito en programas de control biológico, aunque también esto puede ser la fuente de graves problemas para el uso de tales parasitoides en dichos programas. La habilidad de mostrar un comportamiento hiperparasítico en otras especies podría tener consecuencias serias en situaciones donde ya existe un nivel de control de la plaga, si el hiperparasitoide heterónimo es introducido para reducir adicionalmente la densidad de la plaga. Datos experimentales en jaulas con el parasitoide convencional *Encarsia inaron* y el hiperparasitoide heterónimo *Encarsia tricolor* atacando a una población de mosquita blanca (*Aleyrodes proletella*) han indicado que el hiperparasitoide heterónimo siempre podía invadir y desplazar al parasitoide convencional, pero el parasitoide convencional no podía invadir ni desplazar a la población del hiperparasitoide heterónimo (Williams, sometida). La habilidad de competir de un hiperparasitoide heterónimo con especies convencionales viene de dos fuentes: a) competencia para utilizar el recurso primario (ninfas de mosquita blanca/escama) b) hiperparasitismo para la producción de los machos del hiperparasitoide heterónimo.

Un hiperparasitoide heterónimo sufrirá competencia del primer tipo, pero el parasitismo del parasitoide convencional sólo cambiaría el tipo de recurso de huéspedes para machos en lugar de huéspedes para hembras del hiperparasitoide heterónimo. Dada la preferencia del hiperparasitoide heterónimo de atacar a otras especies para la producción de machos antes mencionada, un parasitoide convencional sufrirá mucho más del hiperparasitismo directo que del hiperparasitoide heterónimo.

A nivel poblacional, parece que el impacto de la introducción de un hiperparasitoide heterónimo en un sistema donde ya existen parasitoides convencionales podría ser negativo para la población del parasitoide convencional. Si los parasitoides convencionales ya proporcionan un nivel significativo de control de la plaga, hay peligro de que la introducción del hiperparasitoide heterónimo resulte en la eliminación de la población del parasitoide convencional, ocasionando un decremento en el nivel del parasitismo total y un incremento en la densidad de la población de la plaga. Tales problemas requieren análisis numéricos formales para resolver los riesgos asociados con el uso de estos importantes parasitoides en programas de control biológico.

Existen ejemplos en la literatura que indican que la alta habilidad de competencia de los hiperparasitoides heterónomos se refleja en un desplazamiento competitivo de parasitoides convencionales en la naturaleza. Un buen ejemplo son los programas de control biológico de la mosca prieta de los cítricos (*Aleurocanthus*

woglumi) en los cuales se han realizado introducciones consecutivas para mejorar el nivel de control de esta plaga en Florida (EUA). Inicialmente se liberó el platygástrido *Amitus hesperidum* Silvestri (parasitoide convencional) en números grandes y causó una disminución rápida en la densidad de la plaga. Después, dominó el hiperparasitoide heterónimo indirecto *Encarsia smithi* (Silvestri). Más tarde, las dos especies fueron desplazadas por el hiperparasitoide heterónimo directo *Encarsia opulenta* y esta especie dominó en el sistema por un período de dos años y medio de acuerdo con la duración del estudio. Afortunadamente, no se afectó adversamente el nivel de control de la plaga en esta serie de desplazamientos (Thompson *et al.* 1987). Otros ejemplos de tales tendencias se pueden consultar en Whervin (1968), Williams (1977), Summy *et al.* (1983), Gerling (1985), McAuslane *et al.* (1993).

Si las pruebas preliminares indicaran que un hiperparasitoide heterónimo podría proporcionar un nivel de control mejor del que ya existe, el problema de la interacción con otras especies de parasitoides podría volverse ventajoso para el programa. Si existen huéspedes alternativos para la producción de machos, el hiperparasitoide heterónimo no estaría limitado al hiperparasitismo de su misma especie, la tasa de crecimiento de su población podría ser elevada, y se podría llegar con mayor rapidez al nivel de equilibrio de las poblaciones plaga-parasitoide. Consideramos que este problema que podría resolverse con la ayuda de modelos teóricos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos mucho al Dr. Martín Aluja, Dr. Juan Barrera y a los dos árbitros sus comentarios constructivos y detallados en versiones previas del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Annecke, D.P. 1964. The encyrtid and aphelinid parasites (Hymenoptera: Chalcidoidea) of soft brown scale *Coccus hesperidum* L. (Hemiptera: Coccidae) in South Africa. *Entomol. Mem.* 7: 1-74
- Annecke, D.P. & H.P. Insley, 1974. The species of *Coccophagus* Westwood, 1833 from the Ethiopian region (Hymenoptera: Aphelinidae). *Entomol. Mem.* 37: 1-62
- Arredondo, H.C. 1993. Identificación de entomófagos de mosquita blanca. Mem. Taller sobre Control Biológico de Mosquita Blanca en Hortalizas. SARH, DGSV, Tapachula, Chis. pp. 17-31.
- Artigues, M., J. Avilla, M.J. Sarasua & R. Albajes, 1992a. Egg laying and host stage preference at constant temperatures in *Encarsia tricolor* (Hym. Aphelinidae). *Entomophaga* 37: 45-54.
- 1992b. Primary host discrimination and elimination of supernumeraries in the facultative autoparasitoid *Encarsia tricolor* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Entomol. Gen.* 17:

- 131-138.
- Avilla, J. & M.J. Copland**, 1987. Effects of host stage on the development of the facultative autoparasitoid, *Encarsia tricolor* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Appl. Biol.* 110: 381-389.
- 1988. Development rate, number of mature oocytes at emergence and adult size of *Encarsia tricolor* at constant and variable temperatures. *Entomophaga* 33: 289-298.
- Avilla, J., J. Anadon, M.J. Sarasua & R. Albajes**, 1991. Egg allocation of the autoparasitoid *Encarsia tricolor* at different relative densities of the primary host (*Trialeurodes vaporariorum*) and two secondary hosts (*Encarsia formosa* and *E. tricolor*). *Entomol. Exp. Appl.* 59: 219-227.
- Bartlett, B.R.** 1964. Patterns in the host feeding habit of adult parasitic Hymenoptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57: 344-350.
- Bellows, T.S.Jr., T.M. Perring, R.J. Gill & D.H. Headrick**, 1994. Description of a new species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 195-206.
- Bink-Moenen, R.M. & L.A. Mound**, 1990. Whiteflies: diversity, biosystematics and evolutionary patterns. In: *Whiteflies: their bionomics, pest status and management*. (D. Gerling Ed.) Athenaeum Press, Newcastle, U.K. p. 1-2.
- Bird, J. & K. Maramorosch**, 1978. Virus and virus diseases associated with whiteflies. *Adv. Virus Res.* 22: 55-110.
- Broudryk, S.W. & R.L. Doult**, 1966. The biology of *Coccophagoides utilis* Doult (Hym., Aphelinidae). *Hilgardia* 37: 233-254.
- Brown, J.K., D.R. Frohlich & R.C. Rosell**, 1995. The Sweetpotato or Silverleaf whiteflies: Biotypes of *Bemisia tabaci* or a species complex? *Ann. Rev. Entomol.* 40: 511-534.
- Byrne, D.N. & T.S. Bellows**, 1991. Whitefly biology. *Ann. Rev. Entomol.* 36: 431-457.
- Ceianu, I.** 1968. Observations sur le *Coccophagus gossypariae* Gah. (Hym., Aphelinidae) parasite de la Cochenille de l'orme: *Gossyparia spuria* (mod.) (Hom., Eriococcidae). *Rev. Roum. Biol. Zool.* 13: 307-314.
- Cendaña, S.M.** 1937. Studies on the biology of *Coccophagus* (Hym.) a genus parasitic on nondiaspidine coccidae. *Univ. Calif. Pubs. Entomol.* 6: 337-399.
- Chan, M.S. & H.C.J. Godfray**, 1993. Host-feeding strategies of parasitoid wasps. *Evol. Ecol.* 7: 593-604.
- Clausen, C.P.** 1940. *Entomophagous insects*. New York, McGraw-Hill. 688 pp.
- Cock, M.J.W.** 1986. *Bemisia tabaci* a literature survey on the Cotton Whitefly with an annotated Bibliography. FAO/CABI Ascot, UK pp 121.
- Colgan, P. & P.D. Taylor**, 1981. Sex ratio in autoparasitic Hymenoptera. *Am. Natur.* 117: 564-566.
- Collier, T.R.** 1995. Host feeding, egg maturation, resorption and longevity in the parasitoid *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 206-214
- DeBach, P. & D. Rosen**, 1976. Armoured scale insects. In: *Studies in Biological Control*. (Delucchi, V.L. Ed.). Int. Biol. Cont. Prog. 9, CUP Cambridge pp.304.
- Dittrich, V., S. Uk & G.H. Ernst**, 1990. Chemical control and insecticide resistance of whiteflies. In: *Whiteflies their bionomics, pest status and management* (Gerling D. Ed.). Athenaeum Press, Newcastle, UK pp 263-285.
- Donaldson, J.S. & G.H. Walter**, 1988. Effects of egg availability and egg maturity on the ovipositional activity of the parasitic wasp, *Coccophagus atratus*. *Physiol. Entomol.* 13:

407-417

- 1991a. Brood sex ratios of the solitary parasitoid wasp, *Coccophagus atratus*. *Ecol. Entomol.* 16: 25-33.
- 1991b. Host population structure affects field sex ratios of the heteronomus hyperparasitoids *Coccophagus atratus*. *Ecol. Entomol.* 16: 35-44.
- Donaldson, J.S., M.M. Clark & G.H. Walter**, 1986. Biology of the heteronomus hyperparasitoid *Coccophagus atratus* Compere (Hymenoptera: Aphelinidae): adult behaviour and larval development. *J. Entomol. Soc. South. Afr.* 49: 349-357.
- Doutt, R.L.** 1954. An evaluation of some natural enemies of the olive scale. *J. Econ. Entomol.* 47: 39-43.
- 1966. A taxonomic analysis of parasitic Hymenoptera reared from *Parlatoria oleae* (Colvée). *Hilgardia* 37: 219-231.
- Dowell, R. V., D. Puckett & M. Johnson**. 1981. Searching and ovipositional behaviour of *Amitus hesperidum* and *Encarsia opulenta*, parasitoids of the citrus blackfly (Homoptera: Aleyrodidae). *Entomophaga* 26: 233 -239.
- Ehler, L.E.** 1995. Biological control of obscure scale (Homoptera: Diaspididae) in California: an experimental approach. *Environ. Entomol.* 24: 779-795.
- Fisher, R.A.** 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford Univ. Press. pp 158-160.
- 1961. Biology of *Physcus* sp. (Eulophidae, Aphelinidae) from Burma. *J. Econ. Entomol.* 54: 444-446.
- Flanders, S.E.** 1936a. A reproduction phenomenon. *Science* 83: 499.
- 1936b. Remarkable phenomenon of reproduction in the parasitic Hymenoptera. *J. Econ. Entomol.* 29: 468.
- 1936c. A biological phenomenon affecting the establishment of Aphelinidae as parasites. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 29: 251-255.
- 1939. The propagation and introduction of *Coccophagus heteropneusticus* Comp. a parasite of lecaniine scale insects. *J. Econ. Entomol.* 32: 888-890.
- 1942. The sex ratio in the Hymenoptera: a function of the environment. *Ecology* 23: 120-121.
- 1943. Indirect hyperparasitism and observations on three species of indirect hyperparasites. *J. Econ. Entomol.* 36: 921-926.
- 1959. Differential host relations of the sexes in parasitic Hymenoptera. *Entomol. Expt. et Appl.* 2: 125-142.
- 1963. Hyperparasitism, a mutualistic phenomenon. *Can. Entomol.* 95: 716-720.
- 1967. Deviate- ontogenies in the aphelinid male (Hymenoptera) associated with ovipositional behaviour of the parent female. *Entomophaga* 12: 415-427.
- 1969. Herbert D. Smith's observations on citrus blackfly parasites in India and Mexico and the correlated circumstances. *Can. Entomol.* 101: 467-480.
- Flanders, S.E., B.R. Bartlett & T.W. Fisher**, 1961. *Coccophagus basalis* (Hymenoptera: Aphelinidae) its introduction into California with studies of its biology. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57: 227-236.
- Gerling, D.** 1966. Biological studies on *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59: 142-143.
- 1967. Bionomics of the whitefly-parasite complex associated with cotton in

- southern California (Homoptera: Aleyrodidae; Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 60: 1306-1321.
- 1983. Observations of the biologies and interrelationships of parasites attacking the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (West.) in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 24: 217-225.
- 1985. Parasitoids attacking *Bemisia tabaci* (Hom. Aleyrodidae) in East Africa. *Entomophaga* 30: 183-185.
- 1987. Evaluation of parasitoids for the control of Whiteflies. Report to CAB International No. I 26481. 77 pp.
- 1990. *Whiteflies: Their bionomics, pest status and management*. (Gerling D. Ed.) Newcastle, UK. Athenaeum press. 348 pp.
- Gerling, D & D. Bar**, 1971. Reciprocal host-parasite relations as exemplified by *Chrysomphalus aonidum* (Homoptera: Diaspididae) and *Pteroptrix smithi* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Entomophaga* 16: 37-44.
- Gerling, D. & S. Foltyn**, 1987. Development and host preference of *Encarsia lutea* (Masi) and interspecific host discrimination with *Eretmocerus mundus* (Mercet) (Hymenoptera, Aphelinidae) parasitoids of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera, Aleyrodidae). *J. Appl. Entom.* 103: 425-433.
- Gerling, D., D. Spivak & S.B. Vinson**, 1987. Life history and host discrimination of *Encarsia deserti* (Hymenoptera: Aphelinidae) a parasitoid of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 80: 224-229.
- Godfray, H.C.J. & M.S. Hunter**, 1992. Sex ratios of heteronomous hyperparasitoids: adaptive or non-adaptive? *Ecol. Entomol.* 17: 89-90.
- 1994. Heteronomous hyperparasitoids, sex ratios and adaptations: a reply. *Ecol. Entomol.* 19: 93-95.
- Godfray, H.C.J. & J.K. Waage**, 1991. The evolution of highly skewed sex ratios in aphelinid wasps. *Am. Nat.* 136: 715-721.
- Greathead, D.J.** 1986. Parasitoids in classical biological control. In: *Insect Parasitoids* (J.K. Waage & D.J. Greathead, Eds.). 13th Symp. Roy. Entomol. Soc. London. Acad. Press London pp. 290-318.
- Hamilton, W.D.** 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Hassell, M.P., J.K. Waage & R.M. May**, 1983. Variable parasitoid sex ratios and their effect on host parasitoid dynamics. *J. Anim. Ecol.* 52: 889-904.
- Hilje, L. & O. Arboleda**, 1993. Las mosquitas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) de Centro América y el Caribe. Mem. III Taller sobre mosquitas blancas. CATIE, Turrialba, Costa Rica, 78 pp.
- Hochberg, M.E. & B.A. Hawkins**, 1994. The implications of populations dynamics theory to parasitoid diversity and biological control In: *Parasitoid Community Ecology* (Hawkins B.A. & Hochberg M.E. Eds.) Oxford Univ. Press, UK pp. 451-471.
- Hoelmer, K.A. & D.L. Dahlsten**, 1993. Effects of malathion bait spray on *Aleyrodes spiraevae* (Homptera: Aleyrodidae) and its parasitoids in northern California. *Environ. Entomol.* 22: 49-56.
- Huffaker, C.B. & C.E. Kennett**, 1966. Biological control of *Parlatoria oleae* (Colvée) through the action of two introduced parasites. *Hilgardia* 37: 283-335.
- Huffaker, C.B., C.E. Kennett & R.L. Tassan**, 1986. Comparisons of parasitism and densities

- of *Parlatoria oleae* (1952-1982) in relation to ecological theory. *Am. Natur.* 128: 379-393.
- Hunter, M.S. 1989. Sex allocation and egg distribution of autoparasitoid, *Encarsia pergandiella* (Hym: Aphelinidae) *Ecol. Entomol.* 14: 57-67.
- 1993. Sex allocation in a field population of an autoparasitoid. *Oecologia* 93: 421-428.
- Hunter, M.S., & H.C.J. Godfray, 1995. Ecological determinants of sex allocation in an autoparasitoid wasp. *J. Anim. Ecol.* 64: 95-106.
- Hunter, M.S., U. Nur & J.H. Werren, 1993. Origin of males by genome loss in an autoparasitoid wasp. *Heredity* 70: 162-171.
- Inayat, U.C.H., M.A. Ghani & A. Ghaffar, 1985. Cotton Whitefly *Bemisia tabaci* (Genn.) and its control. Agric. Dept. Govt. Punjab., Ayub Agric. Res. Inst. Faisalabad 90 pp.
- Irving, S.N. & I.J. Wyatt, 1973. Effects of sublethal doses of pesticides on the oviposition behaviour of *Encarsia formosa*. *Ann. Appl. Biol.* 75: 57-62.
- Jarraya, A. 1975. Contribution a l'étude de interactions hôte-parasite chez *Coccus hesperidum* l. (Hom. Coccidae) et son parasite *Coccophagus scutellaris* Dalman (Hym. Aphelinidae). I etude experimentale du comportement de ponte du parasite. *Arch. Inst. Pasteur Tunis* 52: 415-456.
- Jervis, M.A. & N.A.C. Kidd, 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61: 395-434.
- Keunzel, N.T. 1975. Population dynamics of protelean parasites (Hym. Aphel.) attacking a natural population of *Trialeurodes packardii* (Hom. Aley.) and new host record for two species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 79: 400-404.
- Van Lenteren, J.C., H.W. Nell, L.A. Sevenster van de Lelie & J. Woets, 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). III Discrimination between parasitized and unparasitized hosts by the parasite. *Z. Ang. Entomol.* 81: 377-380.
- Van Lenteren, J.C., A. van Vianen, H.F. Gast & A. Korthoff, 1987. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). XVI Food effects on oogenesis, oviposition, life-span and fecundity of *Encarsia formosa* and other hymenopterous parasites. *J. Appl. Entomol.* 103: 69-84.
- Mata, M. de, D.E. Dardón-Avila, & V.E. Salguero-Navas, Eds. 1994. Biología y manejo del complejo mosquita blanca-virosis. Mem. III Taller centroamericano y del caribe sobre mosquita blanca, Antigua Guatemala, pp. 7-90.
- McAuslane, H.J., F.A. Johnson, D.A. Knauff & D.L. Colvin, 1993. Seasonal abundance and within plant distribution of parasitoids of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in peanuts. *Environ. Entomol.* 22: 1043-1050.
- Mound, L.A & S.H. Halsey, 1978. *Whitefly of the world a systematic catalogue of the Aleyrodidae (Homoptera) with host plant and natural enemy data.* John Wiley, NY 340 pp.
- Murdoch, W.W., J.D. Reeve, C.B. Huffaker & C.E. Kennett, 1984. Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. *Am. Nat.* 123: 371-392.
- Perera, P.A.C.R. 1982. Some effects of insecticide deposit on the parasitism of *Trialeurodes vaporariorum* by *Encarsia formosa*. *Ann. Appl. Biol.* 101: 239-244.
- Perring, T.M., A.D. Cooper, R.J. Rodriguez, C.A. Farrar & T.S. Bellows, (1993) Identification of a whitefly species by genomic and behavioral studies. *Science* 259: 74-77.

- Polaszek, A., G.A. Evans & F.D. Bennett, 1992. *Encarsia* parasitoids of *Bemisia tabaci* (Hymenoptera: Aphelinidae, Homoptera: Aleyrodidae): a preliminary guide to identification. *Bull. Entomol. Res.* 82: 375-392.
- Polaszek, A., R. Stouthamer, M.S. Hunter, M. Rose, S.M. Ovruski, E. Frias, & S.P. Rojas, 1995. Heterotrophic parasitoids revisited: Preliminary observations on *Encarsia porteri* (Mercet) (Hymenoptera: Aphelinidae). Proc. 4th Int. Symp. Trichogramma and Other Egg Parasitoids, Cario, Egypt.
- Rosenheim, J.A. & M.A. Hoy, 1986. Intraspecific variation in levels of pesticide resistance in field populations of a parasitoid, *Aphytis melinus* (Hym. Aphelinidae): the role of past selection pressures. *J. Econ. Entomol.* 79: 1161-1173.
- Rosenheim, J.A. & S. Rosen, 1992. Influence of egg load and host size on host feeding behaviour of the parasitoid *Aphytis lingnanensis*. *Ecol. Entomol.* 17: 263-272.
- Shimron, O., A. Hefetz & D. Gerling. 1992. Arrestment responses of *Eretmocerus* species and *Encarsia deserti* (Hymenoptera: Aphelinidae) to *Bemisia tabaci* honeydew. *J. Insect Behav.* 5: 517-526.
- Skinner, S.W. 1982. Maternally inherited sex ratio in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. *Science* 215: 1133-1134.
- Stoner, A. & G.D. Butler, 1965. *Encarsia lutea* as an egg parasite of the bollworm and cabbage looper in Arizona cotton. *J. Econ. Entomol.* 58: 1148-1150.
- Stouthammer, R., R.F. Luck & W.D. Hamilton, 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* to revert to sex. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87: 2424-2427.
- Summy, K.R. & F.E. Gilstrap, 1992. Regulation of Citrus blackfly (Homoptera: Aleyrodidae) by *Encarsia pulenta* (Hymenoptera: Aphelinidae) on Texas Citrus. *Biol. Control* 2: 19-27
- Summy, K.R., F.E. Gilstrap, W.G. Hart, J.M. Caballero & I. Seanz, 1983. Biological control of citrus blackfly (Homoptera: Aleyrodidae) in Texas. *Environ. Entomol.* 12: 782-786.
- Summy, K.R., F.E. Gilstrap & W.G. Hart, 1985. *Aleurocanthus woglumi* (Hom. Aleyrodidae) and *Encarsia opulenta* (Hym. Encyrtidae): density-dependent relationship between adult parasite aggregation and mortality of the host. *Entomophaga* 30: 107-112.
- Thompson, C.R., J.A. Cornell & R.I. Sailer, 1987. Interactions of parasites and a hyperparasite in biological control of citrus blackfly, *Aleurocanthus woglumi* (Homoptera: Aleyrodidae) in Florida. *Environ. Entomol.* 16: 140-144.
- Vet, L.E.M. & J.C. van Lenteren, 1981. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). X. A comparison of 3 *Encarsia* spp. and one *Eretmocerus* sp. to estimate their potentialities in controlling whitefly on tomatoes in glasshouses with a low temperature regime. *Z. Ang. Entomol.* 91: 327-348.
- Viggiani, G. 1984. Bionomics of the Aphelinidae. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 257-276.
- Waage, J.K. 1978. Arrestment responses of the parasitoid *Nemeritis canescens* to a contact chemical produced by its host *Plodia interpunctella*. *Physiol. Entomol.* 3: 135-146.
- 1979. Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *J. Anim. Ecol.* 48: 353-371.
- Walter, G.H. 1983a. Divergent male ontogenies in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): a simplified classification and a suggested evolutionary sequence. *Biol. J. Linn. Soc.* 19: 63-82.
- 1983b. Differences in host relationships between male and female heteronomous

- parasitoids (Aphelinidae: Chalcidoidea). A review of host location, oviposition and pre-imaginal physiology and morphology. *J. Entomol. Soc. Sth Afr.* 46: 261-282.
- Walter, G.H. & J.S. Donaldson**, 1994. Heteronomous hyperparasitoids, sex ratios and adaptations. *Ecol. Entomol.* 19: 89-92.
- Werren, J.H., U. Nur & C. Wu**, 1988. Selfish genetic elements. *TREE* 3: 29 -32.
- van Whervin, L.W.** 1968. The introduction of *Prospalettla opulenta* Silvestri into Jamaica and its competitive displacement of *Eretmocerus serius* Silvestri. *PANS* 14: 456-464.
- Wilk, B.M. & C.Y. Kitayama**, 1981. Host stage preference for deposition of male eggs by *Coccophagus cowperi* (Hym: Aphelinidae). *Entomophaga* 26: 313-318.
- Williams, J.R.** 1972. The biology of *Physcus seminotus* Silv. and *P. subflavus* A&I (Aphelinidae) parasites of the sugar cane scale insect *Aulacaspis tegalensis* (Zhnt) [Diaspididae]. *Bull. Entomol. Res.* 61: 463-484.
- 1977. Some features of sex linked hyperparasitism in Aphelinidae (Hymenoptera). *Entomophaga* 22: 345-350.
- Williams, T.** 1991. Host selection and sex ratio in a heteronomous hyperparasitoid. *Ecol. Entomol.* 16: 377-386.
- 1995. The biology of *Encarsia tricolor*: an autoparasitoid of whitefly. *Biol. Control* 5: 209-217.
- Invasion and displacement of experimental populations of a conventional parasitoid by a heteronomous hyperparasitoid. *Biocont. Sci. Technol.* (sometida).
- Williams, T. & A. Polaszek**, 1995 (en prensa). A re-examination of host relations in the Aphelinidae (Hym. Chalcidoidea). *Biol. J. Linn. Soc.*
- Yanosh, V.A.** 1980. Food specialization in the family Aphelinidae (Hym. Chal.) *Entomol. Rev.* 58: 61-70.
- Zchori-Fein, E., R.T. Roush .& M.S. Hunter**, 1992. Male production induced by antibiotic treatment in *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae), an asexual species. *Experientia* 48: 102-105.
- Zinna, G.** 1961. Ricerche sugli insetti entomofagi II. Specializzazione entomoparassitica negli Aphelinidae: estudio morfológico, etológico, e fisiológico del *Coccophagus bivittatus* Compere, nuovo parassita del *Coccus hesperidum* L. per l'Italia. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portic* 19: 301-358.
- 1962. Ricerche sugli insetti entomofagi III. Specializzazione entomoparassitica negli Aphelinidae: Interdipendenze biocenotiche tradue specie associate. Studio morfológico, etológico e fisiológico del *Coccophagoides similis* (masi) e *Azotus matritensis* Mercet. *Boll. Lab. Ent. Agr. Portic.* 20: 73-182.

Recibido: 15 agosto 1995

Aceptado: 24 octubre 1995