PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Influencia de la planta hospedera del áfido ceniciento de la col *Brevicoryne brassicae* en el desempeño del parasitoide *Diaeretiella rapae*

Disertación previa a la obtención del título de

Licenciada en Ciencias Biológicas

ANDREA NATALIA ZAMORANO LÓPEZ

QUITO, 2012

CERTIFICACIÓN

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Andrea Natalia Zamorano López ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M. Sc. Álvaro Barragán

Director de Disertación

Quito, Diciembre 2012

AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer a mi madre Laura López por todo su apoyo a lo largo de la carrera y a durante toda mi vida. Siempre impulsándome a salir adelante de los problemas y brindándome su apoyo y sabios concejos con todo el cariño y buen humor que la caracteriza. A mi padre Roberto Zamorano por su continuo apoyo incondicional, preocupación y cariño que han impulsado mi deseo por descubrir nuevas cosas y superarme en la vida. A mis hermanos y mejores amigos, por todo su apoyo y cariño que, en momentos estresantes ya sea de la carrera o en mi vida, han sabido ayudarme a tomar decisiones y alivianar los problemas de la vida con una sonrisa.

Agradezco también a mi director de tesis Álvaro Barragán, por brindarme la confianza para explotar mis habilidades y enseñarme lo maravilloso que es el mundo de la Entomología. Amigo, profesor y director, siempre ha impulsado mi interés por los bichos y el campo. Su dedicación y esfuerzo a sacar adelante al departamento de Entomología ha mantenido en pie varios proyectos y por consiguiente varios tesistas. Siempre con buen humor y sin horario de atención, está siempre disponible a contestar alguna duda o darme un buen consejo. Le agradezco por no haberme cerrado esta puerta y fomentar mi interés por mis bichos de estudio, al parecer, tan insignificantes, pero a la vez tan asombrosos.

A la Dra. María Eugenia Ordóñez y al Dr. Tjitte de Vries por aceptar leer y revisar este trabajo. A la doctora por sus observaciones y comentarios durante la parte experimental de éste estudio que ayudaron a llevarlo a cabo de mejor forma y por ayudarnos a explotar nuestras capacidades durante sus clases. Al doctor le agradezco sus enseñanzas en clases y en

el campo, en donde la enseñanza se impartía a modo de conversación amena y en confianza lo que fomentó mi interés por la biología.

Agradezco además a todos los profesores con quienes he tomado clases como Clifford Keil, Santiago Ron y Luis Coloma, cuya pasión por lo que hacen fomentaron mi cariño por la carrera y me devolvieron el interés cuando tenía dudas acerca de la elección de esta carrera. De forma especial, quiero agradecer a Jaime Jaramillo por su sentido del humor y cariño al enseñar y sobretodo el afecto que tenía por el campo y sus plantitas. Él le daba consejos hasta el que no se lo pedía, así era su interés por la gente. Siempre lo tendré presente.

De manera especial, le agradezco al Ing. Julio Sánchez por la paciencia y la gran ayuda que me proporcionó para la parte estadística de este estudio.

Extiendo mi gratitud al SENSCYT por darme la oportunidad de realizar este estudio gracias a la aprobación del proyecto Cambio Climático y Control de Plagas, y por la financiación brindada a lo largo del proceso.

Finalmente, quiero agradecer a mis amigos, tanto compañeros del invernadero, como de clases. A Paula Terán por trasmitirme todos sus conocimientos que me hicieron cogerle cariño a sus queridos áfidos. A Emilia Moreno por la ayuda en los comienzos de mi tesis que fomentaron mi interés por las avispas. A Sofía López y Saúl Aguirre por su gran ayuda y esfuerzo durante los ensayos. Su duro trabajo a diario me facilitó la toma de resultados. A mis amigos y compañeros de lucha: Anita Peñafiel, Janice Jácome, Gabriela Bautista, Marco Orozco, Vanesa Aguirre y Karla Vivanco por la solidaridad y apoyo durante las largas horas de estudio, trasnochadas y preocupaciones que al final del camino valieron la pena.

TABLA DE CONTEDIDOS

AGRADECIMIENTOS ……..…IV

TABLA DE CONTENIDOS ……..……VI

LISTA DE FIGURAS ……..X

LISTA DE TABLAS ……....XII

LISTA DE ANEXOS ……...XIV

1. RESUMEN ……...1

2. ABSTRACT …….....2

3. INTRODUCCIÓN ……..……..3

3.1 JUSTIFICACIÓN …….……...8

3.2 OBJETIVOS ……..……...9

4. MATERIALES Y MÉTODOS ……..……..10

4.1 SUEJTOS DE ESTUDIO ……..……10

4.1.1 PLANTAS HOSPEDERAS ……..……...……10

4.1.2 ÁFIDOS ……..…...10

4.1.3 AVISPAS ……...……....….11

4.2 ÁREA DE EXPERIMENTACIÓN ……..11

4.3 CRIANZA DE PLANTAS HOSPEDERAS …….…….....12

4.4 ESTABLECIMIENTO DE LÍNEA CLONAL DE ÁFIDOS …….……..13

4.4.1 OBTENCIÓN CONTÍNUA DE ÁFIDOS DE TERCER ESTADIO ……14

4.5 ESTABLECIMIENTO DE LA COLONIA DE AVISPAS ……...……...…14

4.5.1 OBTENCIÓN DE AVISPAS PARA ENSAYO ……..….15

4.6 ENSAYO: DESEMPEÑO DE *Diaeretiella rape* ORIGEN NABO DIFERENTES PLANTAS ……..…….16

4.6.1 PORCENTAJE DE PARASITISMO, FECUNDIDAD, TIEMPO DE DESARROLLO, “SEX-RATIO”, PESO ……..…..……17

4.7 ENSAYO: DESEMPEÑO DE LA F1 DE *Diaeretiella rapae* EN DIFERENTES PLANTAS ……...19

4.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS ...…….……..…….20

5. RESULTADOS ……..…….23

5.1 ANOVAS PARA EL ENSAYO DESEMPEÑO DE *Diaeretiella rapae* ORIGEN NABO EN DIFERENTES PLANTA ……..……23

5.1.1 TIEMPO DE DESARROLLO EN MACHOS ……..…..…23

5.1.2 TIEMPO DE DESARROLLO EN HEMBRAS ……....24

5.1.3 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL DE ÁFIDOS ……..……..25

5.2 ANOVAS PARA EL ENSAYO DESEMPEÑO DE LA F1 DE *Diaeretiella rapae* EN DIFERENTES PLANTAS …….....26

5.2.1 DBCA PARA EL PORCENTAJE DE PARASITISMO ……..…26

5.2.2 DBCA PARA FECUNDIDAD DIFERENCIAL ……....28

5.2.3 DCA PARA FECUNDIDAD POTENCIAL ……...29

5.2.4 DBCA PARA "SEX-RATIO" (PROPORCIÓN DE HEMBRAS) 30

5.2.4.1 DBCA PARA EL PORCENTAJE DE MACHOS ……....31

5.2.4.2 PROPORCIÓN MACHOS:HEMBRAS ……32

5.2.5 DBCA PARA PESO SECO ……..…33

5.2.6 DBCA PARA LONGEVIDAD ……34

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES ……..……..35

6.1 ASPECTOS BIOLÓGICOS ……..……35

6.1.1 TIEMPO DE DESARROLLO ……...…35

6.1.2 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL DE ÁFIDOS ……...…….39

6.1.3 PORCENTAJE DE PARASITISMO ……44

6.1.4 “SEX RATIO” ……...…48

6.1.5 FECUNDIDAD DIFERENCIAL ……..51

6.1.6 FECUNDIDAD POTENCIAL ……..…53

6.1.7 PESO SECO ……..56

6.1.8 LONGEVIDAD ……58

6.2 ASPECTOS METODOLOGICOS ……...……..…..62

6.3 ALCANCE Y PROYECCIÓN DEL ESTUDIO ……..…64

7. LITERATURA CITADA ……..…..68

8. FIGURAS ……..…..77

9. TABLAS ……....97

10. ANEXOS ……..…...105

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Gráficos de caja de barras del error para la variable tiempo de desarrollo……78

Figura 2. Gráfico de la tendencia relacionando las variables tiempo de desarrollo en hembras y longevidad media de las avispas para nabo y mostaza……..79

Figura 3. Gráfico de la tendencia relacionando las variables tiempo de desarrollo en hembras y longevidad media de las avispas para rábano y col……....80

Figura 4. Gráficos de caja de barras del error para la variable tasa intrínseca de crecimiento poblacional…….81

Figura 5. Gráficos de caja de barras del error para la variable porcentaje de parasitismo……82

Figura 6. Gráfico de barras para la variable porcentaje de parasitismo……...……..83

Figura 7. Gráfico de barras para la media de número de momias por planta.…….…...……...84

Figura 8. Gráfico de barras agrupadas para las variables porcentaje de parasitismo y longevidad……..……85

Figura 9. Gráficos de caja de barras del error para la variable porcentaje de parasitismo (Ensayo 1)…….86

Figura 10. Gráficos de caja de barras del error para la variable fecundidad diferencial……...87

Figura 11. Gráfico de la tendencia relacionando la variable fecundidad diferencial en hembras con respecto al tiempo en días para nabo y mostaza……...88

Figura 12. Gráfico de la tendencia relacionando la variable fecundidad diferencial en hembras y tiempo para rábano y col…….....89

Figura 13. Gráficos de caja de barras del error para la variable fecundidad potencial……..90

Figura 14. Gráficos de caja de barras del error para la variable “sex ratio”…….....91

Figura 15. Gráfico de la tendencia relacionando las variables “sex ratio” y longevidad media de las avispas para nabo y mostaza……...……...92

Figura 16. Gráfico de la tendencia relacionando las variables “sex ratio” y longevidad media de las avispas para rábano y col……..……93

Figura 17. Gráficos de caja de barras del error para la variable peso seco……94

Figura 18. Gráfico de la tendencia relacionando las variables peso seco y fecundidad potencial de las avispas hembras para las cuatro plantas…….....95

Figura 19. Gráficos de caja de barras del error para la variable longevidad…….96

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Esquema del ANOVA para once variables analizadas……....98

Tabla 2. Medias de las variables para los tratamientos y el control nabo……..…….....99

Tabla 3. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable tiempo de desarrollo en hembras……..……...100

Tabla 4. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable tiempo de desarrollo en hembras……...……...100

Tabla 5. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable tasa de crecimiento intrínseco de la población de áfidos ……..….101

Tabla 6. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable tasa de crecimiento intrínseco de la población de áfidos……...……..101

Tabla 7. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable porcentaje de parasitismo (Ensayo1)……..….102

Tabla 8. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable porcentaje de parasitismo (Ensayo1)……...……102

Tabla 9. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable fecundidad diferencial…….…..103

Tabla 10. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable fecundidad diferencial…….103

Tabla 11. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable longevidad……..……...104

Tabla 12. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable longevidad …….104

LISTADO DE ANEXOS

Anexo 1. Plantas hospederas utilizadas den el estudio……106

Anexo 2. Superficie de las hojas de las plantas hospederas……107

Anexo 3. Actores del control biológico……...108

Anexo 4. Área de Experimentación…….109

Anexo 5. Métodos utilizados para el establecimiento y mantenimiento de la colonia de avispas…….110

Anexo 6. Preparación de avispas hembras para ensayos y almacenamiento de momias……111

Anexo 7. Metodología de la disección para el conteo de huevos……112

Anexo 8. Disposición de los áfidos en las plantas y hongo atacando las hojas de nabo…….113

Anexo 9. Arquitectura de la mostaza y superficie de la hoja de col……114

Anexo 10. Excesiva producción de mielecilla de los áfidos en la col y el daño producido a momias……..115

Anexo 11. Ciclo biológico de un endoparasitoide……...116

Anexo 12. Descripción gráfica de la metodología del ensayo…….117

1. RESUMEN

El control biológico es una estrategia implementada para mitigar las plagas de cultivos agrícolas. Para comprender esta interacción tritrófica, se analizaron variables que definen la aptitud de *Diaeretiella rapae* parasitando al áfido ceniciento de la col *Brevicoryne brassicae* en nabo, mostaza, rábano y col.

Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas para la mayoría de variables evaluadas (tiempo de desarrollo en machos y hembras; porcentaje de parasitismo; fecundidad potencial; "sex ratio"; porcentaje de machos y peso seco), por lo que la planta no estaría influenciando directamente la aptitud de la avispa. Sin embargo, para las variables tasa intrínseca de crecimiento poblacional de áfidos, fecundidad diferencial, y longevidad existieron diferencias altamente significativas. La explicación para tal variación de respuesta de los parasitoides puede deberse a muchos factores desde ambientales, nutricionales, hasta fisiológicos. En general, la mostaza albergó avispas con una mayor aptitud biológica.

La presente investigación representa un punto de inicio para futuros estudios en relación al control biológico y su posible implementación como control de plagas de cultivos en el campo en un futuro, a través de planes de control integrado de plagas.

Palabras clave: Brassicaceae, *Brevicoryne brassicae*, Control biológico, *Diaeretiella rapae*, influencia del hospedero.

2. ABSTRACT

Biological control is a strategy implemented to mitigate pests of agricultural crops. To understand this tritrophic interaction, several variables that define the fitness of *Diaeretiella rapae* when parasitizing the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* on turnip, mustard, radish and cabbage, were analyzed.

The results showed an absence of significant differences for most of the evaluated variables (male and female developmental time; parasitism rate; potential fecundity; "sex ratio"; male percentage; dry weight), for the plant would not be influencing directly the fitness of the wasp. Nevertheless, the variables intrinsic rate of population growth in aphids, relative fecundity and longevity did showed highly significant differences. The explanation for such response variability in the parasitoids could be due to many factors going from environmental, nutritional to physiological. Overall, the mustard harbored wasps with a greater biological fitness.

The present investigation represents a steppingstone for future studies regarding biological control and its possible implementation as pest control in field crops in the future trough integrated pest management plans.

Key words: Biological control, Brassicaceae, *Brevicoryne brassicae*, *Diaeretiella rapae*, host influence.

3. INTRODUCCIÓN

La creciente demanda de productos alimenticios ha generado el interés por implementar nuevas estrategias en los cultivos para mitigar el perjuicio que causan las plagas de insectos herbívoros en la agroeconomía. El control químico ha sido ampliamente usado en el Ecuador, aunque existe un creciente interés por productos orgánicos y libres de químicos. El control biológico surge como una alternativa viable. Este se puede dar por la acción de un artrópodo sobre otro, culminando en la muerte del insecto plaga. El control biológico con parasitoides ha sido estudiado en varios países como estrategia para controlar las poblaciones de insectos, cuando éstas proliferan hasta el punto de convertirse en plagas que afectan a varios cultivos de importancia económica (Amini *et al*., 2012; Duchovskienė, L. & Raudonis, L. 2008; Geiger *et al*., 2005; Fuentes Contreras *et al*., 1996; Nájera & Souza, 2010; Reyes Vargas, 2009). Sin embargo, en el Ecuador hay pocos estudios de este tipo ya que la estrategia más usada contra las plagas es el control con químicos (Terán, 2011). Aunque, recientemente se han establecido en nuestro país distribuidoras transnacionales como Koppert Biological Sytems (www.koppert.es) en las que se comercializan insectos como enemigos naturales para controlar diferentes tipos de plagas agrícolas; el conocimiento, aplicación y sobretodo interés en relación al control biológico en el Ecuador, sin embargo, es aún muy superficial. Para entender la interacción que se desarrolla para dar lugar al control biológico, es necesario conocer a fondo a cada uno de sus actores, razón por la cual en el presente estudio se analizará algunas de las variaciones fisiológicas que las microavispas de la especie *Diaeretiella rapae* experimentan al parasitar a áfidos de la especie *Brevicoryne brassicae,* cuando estos últimos se alimentan de cuatro diferentes plantas: rábano, mostaza, nabo y col (*Raphanus sativus*; *Brassica nigra*; *B. napus* y *B. oleracea* respectivamente); todas ellas pertenecientes a la misma

familia de Brassicaceas; antiguamente denominadas Crucíferas (Cruciferae) debido a sus flores que presentan cuatro pétalos dispuestos en forma de cruz (Stevens, 2001). En esta familia está el género *Brassica* que contempla plantas mayormente cosmopolitas y de importancia económica como la col, brócoli, coliflor (Zhang & Hassan, 2003) al igual que la mostaza y el nabo; también incluye el género *Raphanus* (rábano). Algunas de éstas, como el nabo y la mostaza, crecen como plantas silvestres en varias partes de nuestro país como Machachi. Muchas veces son consideradas como maleza, que la gente de los alrededores aprovecha para alimentar el ganado.

La variabilidad de la respuesta de los parasitoides frente al control biológico puede estar influenciada por varios factores, siendo uno de estos la variación de respuestas que presente el herbívoro (*Brevicoryne brassicae*) debido a cambios en la calidad de su planta hospedera (Costello & Altieri, 1995). Así mismo, la planta puede presentar mecanismos de defensa como enroscar las hojas u otros más complejos como la emisión de químicos volátiles con el fin de atraer a los enemigos naturales del herbívoro que la esté atacando (Agbogba & Powell, 2007; Blande *et al*., 2007), en este caso, el parasitoide *Diaeretiella rapae*. El áfido en sí también puede defenderse del ataque del parasitoide por medio de una conducta muy característica en la que elevan las patas posteriores para ahuyentar al parasitoide, estrategia que es mucho más efectiva estando en colonia (López *et al*., 1990). Inclusive, el áfido, en una estrategia post- ataque, puede defenderse del parasitoide al conferirse resistencia por medio de una simbiosis con la bacteria *Buchnera aphidicola*, lo que desemboca en una alta tasa de mortalidad de las larvas en desarrollo del parasitoide (Oliver *et al*., 2003). Ya que la calidad (requerimientos fisiológicos y nutricionales mínimos para el desarrollo de la larva del parasitoide) y la idoneidad (rasgos inherentes del áfido que hacen que la larva del parasitoide

disponga o no de los requerimientos nutricionales mínimos requeridos para su desarrollo) del hospedero están directamente relacionadas a la fecundidad, mortalidad y longevidad de sus parasitoides (Sampaio *et al*., 2008), en este estudio, se intenta analizar la variación en la biología de las microavispas al parasitar áfidos que han sido criados en las cuatro diferentes plantas, y establecer si existe una variación producto de las diferencias de cada planta (Guershon & Gerling, 1999).

Es así que se establece una relación tritrófica: parasitoide- herbívoro- planta hospedera. *B. brassicae* es un áfido que se especializa en Brassicaceas (Costello & Altieri, 1995) y tiende a alimentarse mayormente de la savia del floema de plantas de *Brassica* y géneros cercanos relacionados (Ölmez Bayhan *et al*., 2007) como *Raphanus*. Tiene un tipo de reproducción por partenogénesis lo que resulta en colonias clonales de varios individuos (Terán, 2011). Tiende a alimentarse de sus tejidos jóvenes por lo que se le considera una plaga de importancia económica (Costello & Altieri, 1995), al no permitir que la planta tenga un desarrollo completo. Esto tendría implicaciones en los cultivos de *Brassica* y *Raphanus* disminuyendo su productividad y valor en el mercado (Zhang & Hassan, 2003), aunque también pueden encontrarse áfidos alimentándose de los fluidos de otras estructuras como las hojas, tallos, inflorescencias, hasta raíces (Devi & Singh, 2007). Esta plaga además se ha considerado como un importante vector de varias enfermedades transmitidas por virus a las plantas (Ölmez Bayhan *et al*., 2007).

B. brassicae es parasitado por *Diaeretiella rapae* (M' Intosh, 1855) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) (Costello & Altieri, 1995; Blande *et al*., 2007). Antiguamente citada como *Diaeretus napus* Quilis 1931 y *Diaeretus rapae* M' Intosh 1855 (Tizado & Núñez Pérez, 1991), este Aphidiino tiene una distribución cosmopolita (Amin *et al*., 2012). Está

ampliamente distribuido desde las costas tanto del Pacífico como del Atlántico, pasando por áreas en el interior, hasta inclusive zonas de elevadas altitudes (Starý *et al*., 2007). *D. rapae* es el único parasitoide registrado para *B. brassicae*, aunque es polífago, por lo que también ataca a otras especies de áfidos como: *Myzus persicae*, *Diuraphis noxia*, *Aphis gosyipii*, *Rhopalosiphum padi*, *R. maidis*, entre otros (Zhang & Hassan, 2003; Starý *et al*., 2007; Amin *et al*., 2012). Se reporta que *D. rapae* llegó a representar el 82,5% de todos los parasitoides de áfidos que fueron recolectados en Estados Unidos (Zhang & Hassan, 2003). Esta microavispa ataca a su hospedero provocando que éste reduzca su capacidad reproductiva, en una especie de detención del desarrollo (Beckage & Gelman, 2004), para eventualmente causar su muerte y posterior momificación (formación de pupas de las avispas dentro de los cuerpos esclerotizados de los áfidos muertos hospederos); de ahí el término parasitoide. Así, *D. rapae* permite que su hospedero siga con vida para alimentarse y desarrollarse después de haber sido parasitado (Kant *et al.*, 2008; Oliver *et al*., 2003; Petermann *et al* 2010). El ataque empieza cuando la avispa hembra ya copulada, con un ovipositor en forma de aguja, busca un áfido, mejor si está separado de la colonia, y enseguida posiciona bien sus tarsos en la planta para poder curvar su abdomen hacia la parte de su cabeza, por entre las patas, y así inyectar su huevo al áfido (López *et al*., 1990). Posteriormente, el huevo se convertirá en una larva lista para desarrollarse y alimentarse dentro del áfido resultando en una asociación fisiológica y bioquímica que permite tanto el desarrollo de la larva como interacciones con las defensas del hospedero (Oliver *et al*., 2003). El ciclo culmina con la eclosión de las nuevas avispas (Bradburne & Mithen, 1999) que ya son independientes de su hospedero (Anexo 11) (Beckage & Gelman, 2004).

El tiempo que le tome al parasitoide desarrollarse y cuán longevo será dependerán de varios factores como la calidad nutricional de la planta y de la posibilidad de que la planta contenga toxinas que el huésped habría secuestrado. Por otra parte, la tasa de parasitismo sobre los áfidos en diferentes plantas puede estar relacionada a componentes de la hoja, que también provocan cambios en el huésped herbívoro. Por lo tanto, los rasgos nutricionales del áfido pueden provocar variación en el desarrollo, supervivencia, longevidad, tamaño, "sex ratio" y fecundidad, según estudios realizados con el parasitoide *Aphidius colemani* (Aphidiinae: Hymenoptera) (Ölmez Bayhan *et al*., 2007). Así, la planta, al afectar directamente al áfido por su calidad, también afecta indirectamente al parasitoide como en el caso de *Pieris rapae* (L.), en el que su capacidad de encapsular los huevos de *Cotesia glomerate* depende de la especie de planta de la que se haya alimentado su huésped herbívoro (Morales *et al*., 2000). Estudios con el Trichogrammátido *Ceratogramma etiennei* corroboran esta relación. En este caso, encontraron que el éxito del parasitismo dependía de la edad tanto del hospedero como del parasitoide, así como de la preferencia del parasitoide hacia una planta huésped; siendo los parasitoides más jóvenes (de 1 a 2 días de eclosionados) los más fecundos, y prefiriendo a los estadios más jóvenes de sus huéspedes (el gorgojo *Diaprepes abbreviatus*) para atacar. Además, analizan características de las plantas huésped como grosor y pubescencia de la hoja (Amalin *et al*., 2005). Otros estudios, como el de Fox *et al.* en 1996, indican que la planta estaría afectando directamente a caracteres específicos como el " ratio del Ichneumonido parasitoide *Diadegma insulare.* Comparando entre plantas bastante fertilizadas y poco fertilizadas, observaron que emergieron más avispas hembras de las larvas parasitadas del lepidóptero *Plutella xylostella* cuando estas últimas se alimentaban de plantas bastante fertilizadas.

3.1 JUSTIFICACIÓN

El control biológico es una alternativa para evitar el uso de insecticidas que pueden contener productos tóxicos para la salud el consumidor.

El conocimiento del parasitoide *Diaeretiella rapae* es de gran importancia para la estructuración de programas de control biológico exitosos. Algunos estudios apuntan que el control biológico puede no ser viable debido mayormente a problemas al momento de mantener y atraer una población lo suficientemente grande de parasitoides en las plantaciones del campo (Bradburne & Mithen, 2000). Si las poblaciones de insectos herbívoros sobrepasan en número a los parasitoides, los primeros se convertirán en una amenaza para la economía de los agricultores.

Si el tamaño es un buen indicador de la fecundidad o aptitud en las avispas (Vaz *et al*., 2004), establecer plantas hospederas que potencialicen esta característica es de gran interés para poder estructurar, en el campo, programas viables de control biológico en el manejo integrado de plagas.

Según Clausen en 1978, de 1193 enemigos naturales utilizados en el control biológico en diversos estudios, el 76% fueron parasitoides y el resto, apenas el 26%, fueron insectos depredadores; y de los parasitoides, 84% fueron Hymenópteros (Nájera Rincón & Souza, 2010); por lo cual, cualquier avance en la información sobre enemigos naturales de plagas en el Ecuador es de suma importancia para las plantaciones agrícolas, en las que sus niveles de producción se ven afectados cada vez más por las crecientes plagas de cultivos.

Este estudio está enfocado en averiguar si *D. rapae* varía en ciertos rasgos de su fisiología cuando es expuesto a hospederos, que se ha probado varían fisiológicamente en

cuatro plantas Brassicaceas (Terán, 2011). Sí esta variación es comprobada, entonces no sólo se contaría con valiosa información de las adaptaciones fisiológicas del parasitoide para su supervivencia en el Ecuador, si no que también se aportaría con conocimientos para mejorar la cría de avispas en invernadero en nuestro país. Además, se podría inferir que las microavispas serían altamente vulnerables a variaciones en las condiciones del ambiente (Hance *et al*., 2007). Estos resultados podrían servir también para proyectar estudios concernientes al impacto del calentamiento global y temperaturas extremas sobre las interacciones en esta relación tritrófica y sus integrantes.

3.1 OBJETIVOS

El objetivo general de esta investigación es analizar el efecto de la planta hospedera del áfido ceniciento de la col *Brevicoryne brassicae* en el desempeño biológico de su parasitoide *Diaeretiella rapae*.

Específicamente, lo que busca este estudio es, en primer lugar, analizar los cambios en cuanto a fecundidad, porcentaje de parasitismo, peso de hembras y machos, "sex ratio", tasa de desarrollo larval y longevidad que atraviesa *D. rapae* al parasitar a áfidos criados en cuatro diferentes plantas de la misma familia: rábano (*Raphanus sativus*), nabo (*Brassica napus*), mostaza (*Brassica nigra*) y col (*Brassica oleracea*). Y en segundo lugar, aportar al conocimiento de *Diaeretiella rapae* como herramienta para el control biológico de la plaga agrícola del pulgón ceniciento *Brevicoryne brassicae* en algunas especies de Brassicaceas que crecen en la sierra ecuatoriana mediante ensayos de invernadero.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 SUJETOS DE ESTUDIO

4.1.1 PLANTAS HOSPEDERAS

Cuatro tipos de Brassicaceas forman parte de esta investigación: nabo, mostaza, rábano y col (Anexo 1). Éstas se pueden encontrar en la sierra del Ecuador, como cultivos tanto comerciales como familiares (rábano, col), y como maleza creciendo silvestres (nabo, mostaza), aunque algunos tipos de rábano también pueden encontrarse como maleza. Tanto los áfidos como las avispas recolectados en el campo provinieron de una planta de nabo silvestre. Las cuatro plantas presentan diferencias morfológicas: col (glabra y cerosa); rábano (muy pubescente y frondoso); nabo (pubescente) y mostaza (tallos delgados y hojas pequeñas) (Anexo 2).

4.1.2 ÁFIDOS

Globalmente distribuida, a excepción de los polos, *Brevicoryne brassicae* ha sido reportada en especies de hasta 11 familias de plantas, muchas de ellas de importancia económica como: coliflor, brócoli, col de brusselas, rábano, nabo, col, mostaza. Además, se reportan más de 17 virus transmitidos a las plantas por estos herbívoros (Poorani, 2007). *B. brassicae* se encuentra alimentándose de los capullos, hojas, pedicelos y otras estructuras de muchas Crucíferas. Su morfología consiste en un cuerpo en forma de pera de tamaño mediano que alcanza una longitud de aproximadamente 2,2 mm de longitud (áfidos ápteros) (Reyes

Vargas, 2009), ojos rojos, cuerpo verde pálido con la cabeza, marcas toráxicas y abdominales de color oscuro (Terán, 2011). Poseen un largo estilete articulado con el que perforan los tejidos de la planta. Pero, la característica más distintiva para identificarlos es la capa blanquecina que recubre todo su cuerpo como polvo (Anexo 3c) (Reyes Vargas, 2009).

4.1.3 AVISPAS

D. rapae es un parasitoide solitario, es decir, que sólo un individuo se desarrolla y emerge de su hospedero. Por la estrategia de desarrollo en la cual su hospedero sigue desarrollándose después de ser parasitado, cae en la clasificación de parasitoide koinobionte (Nájera Rincón & Souza, 2010). Su alimentación consiste en el néctar floral o el pólen que les proveen las plantas con flor (Geiger *et al*., 2005). *Diaeretiella* es una microavispa de apariencia negra y delgada, con patas de color café, antenas largas y venación alar disminuida, pero distinguible. Su tamaño es mayormente de alrededor de 2 mm; sin embargo, esto varía dependiendo del áfido del cual surgió (Anexo 3a).

4.2 ÁREA DE EXPERIMENTACIÓN

Este estudio se llevó a cabo en el invernadero de la PUCE. El invernadero consta de un techo de eternit suficientemente transparente como para que pase la luz del sol, pero forrado de tela negra tipo sarán para proporcionar el 25% de bloqueo de luz (Terán, 2011). Ventanas de malla de 25x25 cm en las paredes proporcionan ventilación (Anexo 4). Los ensayos se llevaron a cabo en condiciones semi-naturales, con temperaturas registradas mediante

dataloggers con mínimas de 12°C en la noche y máximas de hasta 30°C durante el día (dentro de los frascos de ensayo).

4.3 CRIANZA DE PLANTAS HOSPEDERAS

Las plantas hospederas se sembraron a partir de semillas de rábano y col, adquiridas de un expendio de semillas, y de nabo y mostaza de un reservorio de semillas recolectadas en el campo. Todas las semillas fueron adquiridas en la localidad de Machachi. La tierra para la siembra se pasó por una especie de cedazo para retirar cualquier piedra grande. Con las manos se deshizo cualquier pedazo de tierra comprimida al mismo tiempo que se aireaba la tierra. Se limpió la tierra de todo tipo de impurezas como raíces, lombrices, piedras, palos, plásticos, etc. que puedan interferir en la germinación de la semilla y el crecimiento de la plántula. Se mezcló la tierra con abono orgánico de lombriz a una proporción de 3:1.

Se sembraron semillas de cada tipo de planta en semilleros especiales de 6x10 segmentos, cada segmento medía 3 x 3 x 5 cm. Los segmentos fueron llenados de tierra preparada para luego sembrar la semilla. A partir del primer día de siembra, se estableció un protocolo para mantener un stock de plantas contínuo, sembrando cada diez días los cuatro tipos de plantas. Dependiendo de su porcentaje de germinación, se sembraron más o menos semillas de cada tipo para contar con al menos 12 plantas de cada especie. Al cabo de un mes de la siembra, se trasplantó las plantas a vasos de 12 oz. para que tengan espacio para desarrollarse, y se las colocó en jaulas de plexiglás. Después de aproximadamente dos meses y medio a partir de la primera siembra, se obtuvo la primera generación de plantas de un tamaño adecuado para empezar la cría de áfidos, manteniendo así la crianza de varias generaciones de

plantas sincronizadas con la crianza de áfidos, a modo de tener plantas de la misma edad cada diez días para transferirles los áfidos. A partir de la primera generación de plantas, se obtuvo cada diez días, 12 nuevas plantas de tamaño adecuado de cada uno de los cuatro tipos de plantas estableciendo la línea continua de cría de plantas.

4.4 ESTABLECIMIENTO DE LA LÍNEA CLONAL DE ÁFIDOS

Se recolectó del campo varias plantas de nabo infestadas con *Brevicoryne* en la localidad de Machachi. Se transportó las plantas al invernadero en Quito, se las aisló y sometió a un periodo de cuarentena para confirmar que estaban libres de parasitoides en desarrollo o hiperparasitoides. Una vez transcurrido este tiempo, se seleccionó una hembra adulta proveniente de una colonia y se la traspasó, con la ayuda de un pincel fino, a una planta de nabo criada en el invernadero. Este áfido, que se denomina fundatriz, originó varios clones, debido a su reproducción por partenogénesis. Al momento que estas crías fueron adultas, se las extrajo de la planta de nabo y se las traspasó a las 3 plantas: *R. sativus, B. oleracea* y *B. nigra*.

Para mantener las plantas libres de cualquier tipo de organismo, y lo bastante desarrolladas como para resistir la infestación, se las mantuvo en cajas de plexiglás (acrílico) de 40 x 40 cm con dos paredes de tela tipo organza a los lados para permitir la ventilación y la pared frontal con una ventana de 15 x 15 cm para la manipulación (Anexo 4). Se colocó cada planta infestada en cajas separadas y se le permitió a cada colonia de áfidos aclimatarse a su hospedero, establecerse y poner crías generando una línea clonal en cada tipo de planta. Se mantuvo las poblaciones de áfidos durante siete generaciones. Cuando la población de áfidos

ya no podía ser soportada por la planta, se renovaba la colonia en una nueva planta del mismo tipo.

4.4.1 OBTENCIÓN CONTÍNUA DE ÁFIDOS DE TERCER ESTADIO

Una vez establecidas las líneas clonales de áfidos, las nuevas adultas se pasaron a tres nuevas plantas de cada uno de los cuatro tipos de planta hospedera (nabo, mostaza, rábano y col). Se dejó que las hembras pongan crías por dos días y se retiró a las madres colocándolas en los siguientes sets de plantas nuevas. Se repitió el procedimiento para así tener crías de cierta edad cada día, estandarizando, de este modo, la disponibilidad de áfidos de tercer estadio en las distintas plantas para los ensayos. Cuando las plantas se encontraron muy desgastadas por la infestación con los áfidos, se procedió a trasladar a los individuos a nuevas plantas para evitar que mueran.

Para disponer de 50 a 60 áfidos para el cálculo del porcentaje de parasitismo, se mantuvo de dos a tres plantas de cada tipo infestadas para completar, en la medida de lo posible, los 50 áfidos.

4.5 ESTABLECIMIENTO DE LA COLONIA DE AVISPAS

Se recolectaron de la localidad de Machachi plantas de nabo con momias de avispas y se las transladó a Quito para mantenerlas en cajas, iguales a las de los áfidos, ubicadas en el laboratorio de Entomología, dentro del edificio de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. De este modo se evitó cualquier riesgo de infiltración de las avispas hacia dentro

del invernadero donde estaban las líneas clonales de áfidos. Se recolectaron las momias más maduras, que presentaban un característico color dorado, y se las colocó en cápsulas de gelatina individuales hasta su eclosión. El encapsularlas sirvió también como medida de prevención al mantener a las momias en una especie de cuarentena, ya que las momias del campo pueden contener larvas de híper-parasitoides (insectos que parasitan a parasitoides).

Pasados unos días se tomó a las avispas recién emergidas y se las liberó en las cajas de plexiglás, conteniendo plantas de nabo altamente infestadas con áfidos (Anexo 5a). Se revisó las momias de avispas, bajo estereoscopio, a fin de detectar la presencia de algún híper-parasitoide eclosionado. Se consideró sólo plantas de nabo para la cría de avispas, ya que el nabo es el control.

Para alimentar a las avispas se colocó de 5 a 10 cuadrados de papel filtro de 1 X 1 cm. humedecidos con una solución de 3 partes de agua por 1 de azúcar, para que sirva de alimento para las avispas (Anexo 5b). Igualmente se fueron cambiando las plantas muy viejas o muertas por nuevas, altamente infestadas (Anexo 5c). Eventualmente, se extrajo momias a medida que se formaban, y a la vez se liberaron las eclosionadas en las cajas para poder mantener una población estable de avispas disponible todo el tiempo.

4.5.1 OBTENCIÓN DE AVISPAS PARA ENSAYOS

Se usaron hembras vírgenes de avispas a las cuales se hizo copular con machos, dentro de cápsulas de gelatina. Para asegurar que las avispas hembras hayan copulado, se tomó momias y se las encapsuló individualmente. Una vez que eclosionaron, se las sexó (identificar entre macho y hembra) (Anexo 3b). Posteriormente, se tomó una hembra y un macho y se las

introdujo en un pequeño frasco de 1,5 ml conteniendo una bolita de algodón en la punta, impregnada con una solución de azúcar (3/4) y agua (1/4). El frasco se tapó con tela organza para permitir la entrada de aire, de este modo, a la pareja de avispas le fue posible alimentarse y copular al mismo tiempo (Anexo 6a). Se dejó a la pareja por una tarde y una noche en el frasco. Al día siguiente, se separó a la hembra del macho y ya se obtuvo lista una hembra copulada. Al macho se lo devolvió a la colonia de avispas del laboratorio. Posteriormente, se tomó un áfido de tercer estadio conjuntamente con una hembra ya copulada, se los introdujo en una cápsula de gelatina, y se procedió a hacer a la hembra experimentar la picada con el áfido (Anexo 6b).

4.6 ENSAYO: DESEMPEÑO DE *Diaeretiella rapae* ORIGEN NABO EN DIFERENTES PLANTAS

Se tomó plantas de nabo infestadas conteniendo áfidos del tercer estadio (3-4 días de nacidos) y se trasladó de 50 a 60 de éstos a una planta de nabo nueva. Cada planta se introdujo dentro de un frasco cilíndrico de plástico, de 30 cm de alto y un diámetro de 15cm, modificado con una tapa de organza para permitir que fluya el aire y no mueran los insectos o la planta (Anexo 6c). Se dejó transcurrir 24 horas para que los áfidos se puedan acostumbrar y acomodar a la planta. Por otro lado, al día siguiente de la copula, se soltó a las avispas hembras, ya fecundadas, en estos frascos para permitirles parasitar a los áfidos por un periodo 5 horas. Luego de este tiempo, se extrajeron a las avispas y se permitió momificar a los áfidos. La extracción de las avispas se la hizo con un aspirador. Se procedió de igual manera con los 3 tipos de plantas restantes.

4.6.1 PORCENTAJE DE PARASITISMO, FECUNDIDAD, TIEMPO DE DESARROLLO, "SEX-RATIO", PESO

Trascurridos alrededor de 18 días posteriores a la parasitación, se obtuvieron momias completamente formadas. Seguidamente, se las extrajo, con cuidado de no rasgarlas, puesto que con esto la larva en desarrollo quedaría expuesta y probablemente moriría. Utilizando tijeras entomológicas, se cortó la superficie de la hoja en la que estaba asentada la momia. Algunas momias se desprendían fácilmente de la hoja, por lo que se las colectó directamente en las cápsulas de gelatina. Se puso cada momia colectada en cápsulas individuales (Anexo 6d).

Se contabilizó el número de momias producidas y las que llegaron a eclosionar en cada planta para sacar el porcentaje de parasitismo (con un mínimo de 50 áfidos por tipo de planta). Cada día se contó el número de avispas eclosionadas en cada planta y se separó en sexos.

La fecundidad se analizó en dos partes puesto que es común en este tipo de estudios, el analizar la fecundidad potencial (carga total de huevos) y la fecundidad diferencial (número de huevos puestos) de las avispas (Wratten *et al*., 2003; Qayyum, 2000). Para la fecundidad potencial, se procedió a realizar disecciones a los abdómenes de las avispas para extraer los ovarios conteniendo sus huevos. Para conseguir esto, primero se tomó un portaobjetos limpio y se colocó en su centro una gota de azul de metileno al 0.001%. Simultáneamente, se colocó a la hembra dentro de un frasco conteniendo un algodón impregnado de acetato para que muera, y con un par de pinzas entomológicas muy afiladas se procedió separar el abdomen de la

avispa (Anexo 7a), se lo colocó sobre la gota de tintura en el portaobjeto. Se tomó el ovipositor, que tiene forma de punta (peciolado), y con mucha sutileza se jaló el ovipositor paras sacar todo el contenido del abdomen. Como todos los órganos salen ligados entre sí (Anexo 7b), con un par de alfileres entomológicos tipo 0, se cortó los tejidos que conectan a los ovarios con el resto de órganos, se los descartó y se mantuvo sólo los dos ovarios en el azul de metileno (Anexo 7c). Con los mismos alfileres, se procedió a desgarrar el delicado tejido del ovario para liberar a los huevos, cuidando de no dañar con la punta a ningún huevo; éstos se encuentran agregados en una especie de mórula con un tejido conector en el centro (Anexo 7d, e, f), por lo que se los separó con las puntas de los alfileres. Todo este procedimiento se realizó bajo un estereoscopio con una luz muy tenue, pues la gota de azul de metileno se evapora rápidamente con el calor del foco y los huevos están en peligro deshidratarse y, por ende, no se los podría contabilizar. Para evitar la deshidratación, en algunas ocasiones se puso una gota adicional de la tintura al portaobjeto. Se esperó unos segundos hasta que se tinturen los huevos. Posteriormente, se colocó un cubreobjetos encima de los huevos para contabilizarlos.

Para la segunda parte del análisis de fecundidad, se contó el número de avispas eclosionadas sobre el número de momias formadas en cada planta (fecundidad diferencial).

Se analizó también la tasa de desarrollo larval o tiempo de desarrollo, tanto en hembras como en machos, desde el día en el que los áfidos fueron parasitados hasta el día antes de la eclosión de la avispa.

Se analizó el “sex ratio” en cada tipo de planta para conocer el número de avispas hembras que nacen sobre el total de adultos emergidos.

Se pesaron hembras y machos de las avispas eclosionadas de cada tipo de planta mediante una balanza de precisión, para analizar la variación de tamaño, como indicador de la aptitud o fecundidad (Vaz *et al*., 2004).

4.7 ENSAYO: DESEMPEÑO DE LA F1 DE *Diaeretiella rapae* EN DIFERENTES PLANTAS

Al eclosionar las nuevas avispas en cada tipo de planta, se procedió a reproducir el experimento anterior para comprobar la fecundidad de la F1 de las avispas, que tienen como origen nabo. Para esto, se contó con al menos una pareja de avispas eclosionadas por día para los cuatro tipos de plantas. Se permitió a la avispa hembra copular y alimentarse por un día antes de introducirla al frasco conteniendo una planta del mismo tipo en la cual eclosionó; por ejemplo, las que eclosionaron en rábano se les permitió parasitar en nuevos rábanos (Anexo 12).

Por otro lado, se tenía listas cuatro diferentes plantas a las que, cada día, se les infestaba con una colonia de *Brevicoryne brassicae* (alrededor de 50 áfidos) para que la hembras puedan parasitarlos. El número de repeticiones de cada tipo de planta dependió del número de parejas de avispas eclosionadas en su respectivo tipo de planta (contándose al menos con una pareja por tipo de planta por día); por lo que en este ensayo se contó con 7 repeticiones, a diferencia del primero, en el que se contó con 10 repeticiones de cada especie de planta. Se analizaron los mismos parámetros con las momias que se formaron a partir de estas avispas. Además del "sex ratio", también se contabilizó el número de machos, con la finalidad de poder calcular una proporción machos:hembras.

Se mantuvo a las avispas parasitando dentro de sus respectivos frascos y se tomó datos de su fecha de eclosión hasta el último día que fueron vistas con vida dentro de dichos frascos. Estos datos aportaron para el conocimiento de la longevidad de cada avispa. Se les proporcionó alimento mediante una solución preparada con una parte de azúcar por una de agua, suministrada diariamente con un gotero sobre la tela en la parte superior del frasco.

Adicionalmente, se contabilizó todos los áfidos en la planta, nacidos a partir de la colonia inicial de cincuenta áfidos que se pusieron al inicio del ensayo 1, para tener un dato de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional del áfido en cada planta. Este cálculo se realizó mediante la fórmula:

$$RM = \left(ln \frac{N}{N_0}\right)/t$$

Donde, RM es la relación del logaritmo natural de N (número de individuos al final del tiempo) sobre N_0 (número inicial de individuos en el tiempo cero); todo esto sobre el tiempo transcurrido (en días) entre N y N_0 (Batista, 2006; Vasicek *et al*.,2001).

4.8 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para analizar los parámetros (tiempo de desarrollo, tasa intrínseca de crecimiento poblacional en áfidos, porcentaje de parasitismo, fecundidad diferencial, fecundidad potencial, "sex ratio", porcentaje de machos, peso seco y longevidad), se trabajó con un Diseño Experimental de ANOVA en bloques con 10 repeticiones de cada tratamiento (*B. napus* como control, *R. sativus*, *B. nigra* y *B. oleracea*). El ANOVA se aplicó a cada uno de los parámetros

medidos, tanto en la primera como en la segunda fase del experimento, usando el programa estadístico SPSS® 18.0 (IBM).

Para el primer ensayo, se llevó a cabo 1 repetición por día, por lo que el primer ensayo duró 10 días. En el caso del segundo ensayo, se contó con 7 repeticiones o bloques. Este diseño sirvió, sobretodo en el segundo ensayo, para no tener la necesidad de tener los bloques formados cada día, sino en espacios más largos de tiempo.

Se tomó como la unidad experimental a los 50-60 áfidos de cada tipo de planta en cada repetición. Se utilizó el mismo análisis para el experimento con la F1 de las avispas provenientes del nabo (control).

Se calculó para cada variable el coeficiente de variación CV. Este porcentaje es una medida de dispersión relativa que resultó útil para comparar la variabilidad de diferentes variables, independientemente de sus unidades de medida. Principalmente, sirvió para evaluar los resultados de cada variable, y medir de esta forma el grado de precisión con que fueron llevados a cabo los ensayos

Se utilizaron varios tipos de ANOVAs como diseños experimentales, dependiendo de la naturaleza de los datos recolectados a lo largo del estudio y de sus distintas variables. Para analizar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, el porcentaje de parasitismo y la longevidad de las avispas se aplicó un DBCA (Diseño de Bloques Completos al Azar). Igualmente, se aplicó un DBCA a la variable peso seco, con la diferencia de que en vez de comparar bloques, se comparó los pesos del total de avispas por planta de la primera y segunda parte del ensayo, debido a los ínfimos pesos que presentan las avispas individualmente.

Para analizar el tiempo de desarrollo, tanto de machos como de hembras, el “sex ratio” y la fecundidad diferencial se utilizó un DBCA con submuestras ya que no hubo forma de predecir la cantidad de datos que surgirían de cada una de estas variables por día.

Finalmente, se analizó la variable fecundidad potencial con un ANOVA en DCA con diferente tamaño de muestra, puesto que se hizo dificultoso igualmente el tener una disponibilidad contínua de avispas hembras para las disecciones de sus ovarios, no teniendo certeza de cuántas avispas hembras eclosionarían cada día o si eclosionarían avispas en lo absoluto. Se utilizó la prueba de Friedman y transformación angular de datos para corroborar la variación.

5. RESULTADOS

5.1 ANOVAS PARA EL ENSAYO: DESEMPEÑO DE *Diaeretiella rapae* ORIGEN NABO EN DIFERENTES PLANTAS

En esta primera fase de la investigación, los análisis estadísticos se aplicaron únicamente a las variables: Tiempo de desarrollo (TD) y Tasa intrínseca de crecimiento poblacional de áfidos (RM). Estas variables no se tomaron en cuenta para el segundo experimento.

5.1.1 TIEMPO DE DESARROLLO EN MACHOS

El TD para machos, con un p=0,150, arrojó resultados que, estadísticamente, mostraron que no hubo diferencias significativas entre plantas (p>0,05) (Tabla 1). El nabo presentó una media de 20,5 días; para la mostaza fue de 20,1 días; el rábano 20,9 días y la col 20,6 días (Tabla 2). Siendo la mostaza la que presentó menor tiempo de desarrollo, seguida del nabo, la col y el rábano, que fue el que tuvo mayor tiempo de desarrollo. La media general del tiempo de desarrollo de machos de *D.rapae* para las cuatro plantas fue de 20,5 días, en los que permanecieron dentro de la momia en estadíos desde huevo hasta larva.

Se calculó el coeficiente de variación que fue de 3,73% lo que señala que la investigación se llevó adecuadamente bajo las condiciones dadas.

5.1.2 TIEMPO DE DESARROLLO PARA HEMBRAS

El TD para hembras, con un p=0,689, indicó que existen diferencias no significativas entre plantas (Tabla 1). De igual manera que con los machos, estadísticamente no hay diferencias, pero sí las hay numéricas presentándose una media de 20,6 días para el nabo; 20,8 días para la mostaza; 21,1 días en el rábano y 20,9 días en el caso de la col (Tabla 2). De ahí que, las hembras demoraron el menor tiempo en desarrollo cuando nacieron en nabo, seguidas de la mostaza, col y el rábano, en el cual las avispas tuvieron el mayor tiempo de desarrollo (Figura 1b). La media general del TD de las hembras de *D.rapae* para las cuatro plantas fue de 20,882 días. En la figura 1b, ell rábano también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y el nabo, la menor. Además, se observa que la col tiene la mayor variabilidad de datos y que las otras tres especies presentan datos atípicos (en especial el rábano) que presenta datos muy alejados y de menor confiabilidad. (Figura 1a).

El análisis Post Hoc de las comparaciones múltiples entre tratamientos indicó una falta de significación para la mayoría de comparaciones; sin embargo sí existen diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) al contrastar el tiempo de desarrollo de avispas del nabo con las del rábano (p=0,002) (Tabla 3). La prueba de significación de Tuckey agrupó al nabo y a la mostaza en un mismo subconjunto; al rábano en el otro subconjunto y la col que compartió ambos subconjuntos (Tabla 4). El coeficiente de variación fue de 5,18%, indicando que la investigación fue llevada a cabo de manera adecuada.

Las figuras 2 y 3 muestran la relación entre TD y longevidad. Se observa que la tendencia es un tanto similar para rábano y col; sin embargo, la variación de las curvas no es consistente en los cuatro casos. La col y la mostaza, que son las que presentan mayores

promedios de longevidad (Figura 2a y 3b, respectivamente), no tienen tiempos de desarrollo menores, como se esperaría en un escenario ideal. En el nabo se puede apreciar también menores TD cuando la avispa es aún "joven", y aumentan al acercarse al final de su vida.

5.1.3 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO DE LA POBLACIÓN DE ÁFIDOS

El DBCA con el que se analizó la tasa intrínseca de crecimiento de la población (RM) señaló que existieron diferencias altamente significativas con un p=0,000 entre plantas (Tabla 1). Las medias de cada planta fueron: nabo 0,123 individuos por unidad de tiempo; mostaza, 0,119; rábano, 0,084 y col, 0,120 (Tabla 2). Todos los resultados son números positivos, lo que indica una población en crecimiento, según el RM. Sin embargo, por su cercanía al cero, representaría una tendencia a representar una población estacionaria (RM=0), se pudo determinar en qué planta se presentó una menor RM, siendo ésta el rábano seguido de la mostaza, col y nabo, que presentó un mayor RM (Figura 4b). La media global fue de 0,112. Además, se observa que tanto el rábano como la col tienen la mayor variabilidad de datos, y que nabo y rábano presentan datos atípicos alejados y de menor confiabilidad (Figura 4a). El rábano también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y el nabo, la menor (Figura 4b).

El análisis Post Hoc de las comparaciones múltiples entre tratamientos indicó diferencias altamente significativas entre rábano contrastándolo con nabo, mostaza y col; mas no encontró diferencias significativas entre nabo, mostaza y col (Tabla 5). Por consiguiente, la prueba de significación de Tuckey agrupó al rábano en un solo subconjunto, mientras que tanto nabo, mostaza y col fueron concentradas en otro subconjunto (Tabla 6). El coeficiente

de variación resultó en un 26,14% que es un porcentaje aceptable para investigaciones con poblaciones de insectos (Sánchez Otero, 2010).

5.2 ANOVAS PARA EL ENSAYO: DESEMPEÑO DE LA F1 DE *Diaeretiella* EN DIFERENTES PLANTAS

En esta segunda fase de la investigación, los análisis estadísticos se aplicaron a las variables: porcentaje de parasitismo (%P); fecundidad diferencial (FD) y potencial (FP); "sex ratio" (SR); longevidad (L) y peso seco (P).

5.2.1 DBCA PARA EL PORCENTAJE DE PARASITISMO

El análisis de las variancias arrojó resultados en los que las medias de los tratamientos no variaban estadísticamente (Tabla 1), pero sí de forma numérica. Con una significación de p= 0,085; las medias de cada planta fueron: de nabo, 20,730 por ciento de parasitación; mostaza, 39,687; rábano, 31,177 y col, 17,681 (Tabla 2). Considerándose así a la planta con mayor %P a la mostaza, seguida del rábano, el nabo, y la col, esta última representó la planta de menor %P (Figura 6). La media global de las cuatro plantas fue de 27,319. Consecuentemente, las medias del número de momias producidas en cada tipo de planta fueron: 72 momias en el nabo; 94,86 en la mostaza; 64,14 en el rábano y 51,57 en la col, por lo que las avispas en la mostaza produjeron el mayor número de momias, y en la col, el menor (Figura 7). En la figura 5b, se diferencia a la mostaza por ser la de mayor %P. La mostaza presenta las mejores condiciones para %P de las avispas. Además, se observa que el rábano

tiene la mayor variabilidad de datos y que en el nabo existen datos muy alejados y de menor confiabilidad (Figura 5a). El nabo también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y la mostaza, la menor (Figura 5b).

El coeficiente de variación para esta variable fue bastante alto de 93,35%. Dada la naturaleza de los datos, la transformación de los mismos para generar un CV menor, no se pudo aplicar. Por esta razón se optó por analizar los datos con la prueba no paramétrica de Friedman, la cual presentó igualmente diferencias no significativas entre tratamientos (p=0,277), pero aminoró el CV a un 14,11% por lo que se considera que el experimento y la recolección de datos se llevaron de manera adecuada.

Adicionalmente, los resultados de %P del ensayo 1 presentaron diferencias significativas (p=0,017) (Tabla 1) entre tratamientos. Las medias de cada planta fueron 2,435% para nabo, 2,673% para mostaza, 4,976% para rábano y 2,597% para col (Tabla 2). Siendo el rábano el de mayor %P, seguido de la mostaza, col y finalmente nabo que presentó el menor %P. El análisis Post Hoc de comparaciones múltiples indicó que existen diferencias significativas (p= 0,05) al comparar al rábano frente a mostaza y col, y también frente a nabo (p= 0,026) (Tabla 7). La prueba de significación de Tuckey agrupó al nabo y la col en un solo subconjunto, mientras que el rábano se encontró en otro subconjunto. La mostaza se encontró compartida en los dos subconjuntos (Tabla 8).

La figura 9b indica que el rábano es el que presenta el mayor %P; mientras que el resto de plantas tienen medias similares. Además, la mostaza si bien presenta la menor variabilidad de datos, contiene un dato muy alejado. Nabo y col no presentan datos atípicos (Figura 9a). El

rábano y la col también presentan la mayor cantidad de errores típicos, y el nabo la menor (Figura 9b).

5.2.2 DBCA PARA FECUNDIDAD DIFERENCIAL

El análisis de las variancias indicó la existencia de diferencias altamente significativas entre tratamientos (Tabla 1). Con un p=0,008, las medias entre plantas se diferenciaron de forma clara presentándose para nabo 13,251 porciento de fecundidad diferencial; mostaza, 7,486; rábano, 6,475 y col, 12,009 (Tabla 2), siendo el nabo la planta en la que se dio mayor porcentaje de FD (eclosionados/momias), seguida de la col, la mostaza y el rábano, que fue el de menor FD (Figura 10a, b). La media global fue de 9,929. En la figura 10b, se diferencia al nabo por ser el de mayor FD; mientras que el rábano representó la menor FD. Además, se observa que en el nabo existe la mayor variabilidad de datos y que, conjuntamente con rábano y col, presentan datos atípicos de menor confiabilidad (Figura 10a). Asimismo, el nabo también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y el rábano y la mostaza, la menor (Figura 10b).

El análisis Post Hoc de las comparaciones múltiples entre tratamientos indicó diferencias altamente significativas entre nabo y mostaza (p=0,003); entre nabo y rábano (p=0,000); y entre rábano y col (p=0,001). Presentó además, diferencias significativas entre mostaza y col (Tabla 9). Con estos resultados, en la prueba de significación de Tuckey, los tratamientos mostaza y rábano fueron agrupados en un mismo subconjunto (p=0,678), y col y nabo fueron combinados en otro subconjunto (p=0,849) (Tabla 10).

Por otra parte, las figuras 11 y 12 muestran la relación entre FD y tiempo en días. Se observa que la tendencia es un tanto similar en las cuatro plantas; sin embargo, la variación de las curvas no es consistente en los cuatro casos. Las cuatro especies presentan un repunte de FD inicialmente (primeros días de vida adulta de la avispa). El nabo, la mostaza (Figura 11a, b) y la col (Figura 12b) presentan una tendencia a mantener la FD alta hacia los últimos días que se reportaron eclosiones; mientras que en el rábano únicamente hay un repunte inicial para luego mantener una FD constante y baja a lo largo del tiempo (Figura 12a). La col y la mostaza no tienen picos de fecundidad diferencial mayores que los de nabo y rábano (Figura 11a y 12a, respectivamente), y tampoco tienen una mayor FD promedio (Tabla 2).

El coeficiente de variación fue de 60,14%, que es bastante alto, por lo cual mediante la transformación angular de datos se aminoró a 35,13%, valor que ya es aceptable para este tipo de investigaciones. Debido a esta transformación, la significación entre plantas cambió, presentándose diferencias significativas entre plantas (p=0,013); mas no cambió la significación de Tuckey, la cual conservó a los tratamientos en sus rangos iniciales.

5.2.3 DCA PARA FECUNDIDAD POTENCIAL

El análisis de la variancia para FP indicó que no existieron diferencias significativas entre tratamientos (p=0,710) (Tabla 1). De igual manera que con las anteriores variables, FP no indicó diferencias estadísticas, pero sí numéricas. De ahí que, el nabo tuvo una media de 132,75 huevos dentro de los ovarios; la mostaza, 148,18; el rábano, 155,30 y la col, 120,09 (Tabla 2). Siendo el rábano la planta albergando a las avispas con mayor número de huevos, seguido de la mostaza, el nabo y la col (Figura 13b). La media global fue de 139,86 huevos.

Además, se observa que en la mostaza existe la mayor variabilidad de datos, y que rábano y col presentan datos atípicos de menor confiabilidad (Figura 13a). Asimismo, la mostaza también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y aunque rábano y col tienen una similar longitud de la barra del error, el nabo presenta la menor de todas (Figura 13b).

El coeficiente de variación fue de 53%, por lo que los datos fueron transformados para obtener un coeficiente de 35,13%, que es más pertinente para este tipo de estudio, y que indica que se llevó adecuadamente. La transformación no afectó las diferencias entre tratamientos.

5.2.4 DBCA PARA "SEX-RATIO" (PROPORCIÓN DE HEMBRAS)

El análisis de las variancias señaló la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos (p=0,957) (Tabla 1); sin embargo, sí existió una variación numérica entre medias. El nabo, que representa el control, obtuvo una media de 51,037; la mostaza presentó una de 45,720; el rábano, 37,822 y la col con 37,951 (Tabla 2); siendo el nabo la planta en la que eclosionó el mayor porcentaje de hembras, seguido de la mostaza, la col y, finalmente, el rábano que presentó el menor "sex ratio" (Figura 14b). La media global de SR de los tratamientos dados fue de 43,132.

En la figura 14b, se diferencia al nabo por ser el de mayor SR; mientras que el rábano representó la menor SR; pero es bastante similar a col para esta variable. Además, se observa que en nabo, mostaza y rábano existe la mayor variabilidad de datos; mientras que la col tiene una menor variabilidad aunque sigue siendo similar a las otras tres. No se presentaron datos atípicos (Figura 14a). Asimismo, el nabo, rábano y col presentan la mayor cantidad de errores

típicos, y la mostaza, la menor, aunque la longitud de la barra del error es similar al de las otras tres (Figura 14b).

Por otra parte, las figuras 15 y 16 muestran la relación entre SR y longevidad. Se observa que la variación de las curvas no es consistente en los cuatro casos. Aunque, sí se aprecia que las plantas presentan un repunte de SR inicialmente (primeros dos días de vida adulta de la avispa), a excepción de la mostaza (Figura 15b) en la que las hembras empiezan a eclosionar a partir del tercer día de vida de las avispas. La mostaza (Figura 15b) y la col (Figura 16b) presentan una tendencia a decrecer el SR hacia los últimos días de vida de las avispas, observándose un cese en la eclosión de hembras alrededor del tercer día previo a la muerte de las avispas; mientras que en el rábano únicamente hay un repunte inicial para luego mantener una SR constante a lo largo de su vida (Figura 16a). El nabo presenta un repunte inicial seguido de un decrecimiento y un nuevo repunte de SR (Figura 15a).

El cálculo del coeficiente de variación indicó un CV muy alto de 80,75%, que aún con la transformación de datos seguía siendo elevado. Esto indicó que los datos eran extremadamente heterogéneos, por lo que se procedió a analizar esta variable con el método no paramétrico de la prueba de Friedman. Como resultado, la significación no cambió, manteniéndose las diferencias no significativas con un p=0,931; pero, el CV disminuyó a 16,24% por lo que el análisis de esta variable se llevó a cabo bajo circunstancias adecuadas.

5.2.4.1 DBCA PARA PORCENTAJE DE MACHOS

Adicionalmente, se realizó el análisis de las variancias con el porcentaje de machos para obtener las medidas de las medias y así poderlas contrastar con las de las hembras, para

obtener de esta forma una proporción machos : hembras. Los resultados del análisis estadístico indicaron que no existieron diferencias significativas entre plantas (p=0,957) (Tabla 1). Sin embargo, numéricamente las diferencias se dieron así: el nabo con una media de 48,963 porcentaje machos; la mostaza, 54,280; el rábano, 62,919 y la col, 62,049 (Tabla 2). Determinando así que la planta en donde eclosionaron la mayoría de machos fue el rábano, seguida de la col, mostaza y el nabo con el menor porcentaje. La media global fue de 57,053.

El coeficiente de variación fue de 46,04%. Con la transformación de datos, el CV bajo en una mínima proporción a 43,19%, y se mantuvo el único subconjunto con Tuckey.

5.2.4.2 PROPORCIÓN MACHOS : HEMBRAS

Una vez obtenidas las medias de cada planta con los valores tanto de machos como de hembras eclosionadas, se calculó las proporciones de sexos haciendo una relación entre los dos valores para apreciar de mejor manera la diferencia y, sobretodo, constatar si esta proporción se apega al valor ideal para el SR de 1:1, que representaría una dinámica poblacional estable, o si por otro lado, estaría más sesgada hacia las hembras, como en el caso de las avispas parásiticas

Para el nabo la proporción machos : hembras fue de 0,9:1; para la mostaza fue 1,2:1; para el rábano fue de 1,7:1 y para la col fue de 1,6:1. La población de los tres tratamientos estaría sesgada a dar machos; sin embargo es notable que el nabo estaría ligeramente de sesgado a dar hembras a presentar una población estable. El nabo fue el que menos machos presentó en relación a las otras tres plantas, le siguió la mostaza, la col y, por último, el rábano que fue donde la proporción de machos fue mayor.

5.2.5 DBCA PARA PESO SECO

El análisis de la variancia para peso seco de avispas hembras indicó que, estadísticamente, no existen diferencias significativas (p= 0,452) entre los porcentajes de peso seco entre las dos repeticiones (Tabla 1), que vendrían a ser los pesos de las avispas del primer y segundo ensayo. Los valores de las medias para individuos provenientes de cada planta fueron: para nabo, 0,030; para mostaza, 0,006; para rábano, 0,030 y para col 0,007 (Tabla 2). Se aprecia que las avispas con más peso fueron las provenientes del nabo, y del rábano con igual media de peso; seguidas por la col y la mostaza que presentó las avispas menos pesadas (Figura 17b). La media global de los pesos fue de 0,018% de PS.

En la figura 17b, se diferencia a la mostaza por ser la de menor PS; mientras que el nabo y rábano presentaron la mayor PS. Además, se observa que en nabo existe la mayor variabilidad de datos, muy similar también en rábano, y mínima en mostaza. Ninguna presentó datos atípicos (Figura 17a). Asimismo, nabo también presenta la mayor cantidad de errores típicos, y mostaza la menor (Figura 17b).

El coeficiente de variación fue muy alto de 101%; si bien, gracias a la transformación de datos se lo aminoró a 49,56%.

Por otra parte, la figura 18 muestra la relación entre PS y FP. Se observa que tanto col, nabo y rábano cumplirían con la relación linear al aumentar proporcionalmente en los dos ejes; pero, la tendencia no es ni remotamente linear debido al punto referente a mostaza que señala sí un aumento en número de huevos, mas su peso seco promedial es el menor de las cuatro plantas. El rábano es el de mayor FP, pero su peso apenas difiere del peso del nabo.

5.2.6 DBCA PARA LONGEVIDAD

El análisis de la variancia de longevidad indicó la existencia de diferencias altamente significativas con un p=0,008 (Tabla 1). Las medias de días supervivencia de la avispa adulta en cada planta variaron de la siguiente forma: nabo, 8,571 días; mostaza, 16,143 días; rábano, 12,714 días y col, 15,857 días (Tabla 2). Siendo así, la mostaza la planta en la que más días de adulta vivió la avispa, seguida de la col, el rábano y el nabo, que fue en la que vivió menos días (Figura 19b). La media global fue de 13,321 días.

En la figura 19a, se diferencia a la mostaza por ser la de mayor L, valor muy similar al de la col; mientras que el nabo presentó la menor L y se detectaron datos atípicos poco confiables en rábano. Además, se observa que en rábano existe la mayor variabilidad de datos, muy similar también en el resto de plantas. El rábano presentó la mayor cantidad de errores típicos, y mostaza la menor, aunque la longitud de la barra del error fue similar en mostaza y col (Figura 19b).

El análisis Post Hoc de las comparaciones múltiples entre tratamientos indicó que existieron diferencias significativas al comparar las medias de longevidad tanto de nabo con mostaza (p=0,012) y nabo con col (p=0,016); mas no existen diferencias entre estas tres al compararlas con rábano (Tabla 11). De ahí que, la prueba de significación de Tuckey agrupó a los tratamientos en dos subconjuntos: en el primero, agrupó al nabo; el rábano estuvo compartido por los dos subconjuntos y la mostaza y la col en el segundo subconjunto homogéneo (Tabla 12). El coeficiente de variación arrojó un resultado de 30,26%, por lo que el estudio se llevó de manera adecuada.

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

6.1 ASPECTOS BIOLÓGICOS

En general, los resultados de este estudio mostraron que no existieron diferencias estadísticas en la biología de *Diaeretiella rapae* cuando se crió en cuatro plantas hospederas (*Brassica napus, B. nigra, B. oleracea* y *Raphanus sativus*) del áfido *Brevicoryne brassicae.* De las ocho variables evaluadas en cada especie de planta, apenas tres tuvieron significación estadística, pero vale la pena resaltar que fueron diferencias altamente significativas (tasa de crecimiento intrínseco de la población de áfidos, fecundidad diferencial y longevidad) (Tabla1). Las avispas presentaron variadas respuestas frente a los distintos tratamientos a los que fueron expuestas, no evidenciándose una tendencia específica en ninguna planta, es decir, ninguna presentó una ambiente totalmente favorable para potenciar todas las variables analizadas.

6.1.1 TIEMPO DE DESARROLLO

El tiempo de desarrollo tanto para hembras como para machos fue bastante similar, siendo la mostaza y el nabo, en el caso de machos y hembras respectivamente, la planta más conveniente para que las avispas se desarrollen más rápido. Si bien la diferencia de medias es apenas de dos o tres días, los datos evidenciaron que el período más corto entre huevo y adulto parasitoide fue de 18 días, y el más largo 27 días, los dos en rábano. El tiempo de desarrollo suele estar influenciado por varios factores como el estatus nutricional de la planta, que, por ejemplo, si tiene un pobre estado nutricional, la planta puede reducir la tasa intrínseca de

crecimiento poblacional de su hospedero. También contribuye a la variación el hecho de que la planta tenga toxinas que hayan sido ingeridas por el hospedero (Bayhan *et al*., 2007) y que consecuentemente estarán afectando a la avispa que los parasita. En este mismo estudio, Bayhan y colaboradores (2007) analizan algunas de las variables y plantas con los mismos insectos de estudio y encontraron que sí hay diferencias entre plantas siendo la col en la que tuvieron un menor TD (11,6 días) y el nabo en el que tuvieron el mayor (12,1 días). Qayyum en el 2000 reportó un TD de 14,2 días para *D. rapae* en un estudio comparativo realizado en Inglaterra. En el caso del presente estudio la media general de TD de hembras fue de 20,8 días. Si bien las altas densidades de áfidos y la presencia de hiper-parasitoides pueden reducir el tiempo de desarrollo de los parasitoides en relación al de los áfidos (Amini *et al*., 2012), un incremento en el TD puede estar siendo afectado por otros factores como los niveles de ácido hidroxámico (una familia de metabolitos secundarios que actúan como factores de resistencia contra los áfidos del cereal) en las plantas o la tasa de crecimiento relativo medio de los áfidos como indica el estudio de Fuentes-Contreras y colaboradores en 1996. Estos autores utilizaron cultivares de avena y trigo para analizar su influencia sobre el desarrollo de los parasitoides *Aphidius rophalosiphi* y *Ephedrus plagiator*. En *Aphidius colemani*, el periodo de desarrollo es de 14 días a 21°C, el cual es más largo que los 9 días de los áfidos en condiciones óptimas. Esto plantearía el problema de que los parasitoides fallarían en poder controlar la población de áfidos ya que éstos se desarrollarían mucho más rápido, alcanzando poblaciones más grandes en menos tiempo; sin embargo, este suceso se equilibra con los centenares de huevos que pone la avispa (Reyes Vargas, 2009). El anterior estudio también señala que la temperatura es el principal factor de influencia sobre la duración del desarrollo, indicando que el TD en temperaturas de 19-21°C requiere 13días y a 25-27°C, 11 días, evidenciándose una

aceleración en las tasas de desarrollo, aminorando los periodos de desarrollo (Fernández & Nentwig, 1997). Otros estudios con avispas endoparasitoides apuntan a que existen compensaciones a lo largo de la historia evolutiva en las que las avispas tendrían que sacrificar la prolongación de su TD a costa de producir individuos más grandes, es decir, tomarse más tiempo para desarrollarse para crecer en individuos más grandes o demorarse menos y tener individuos más pequeños. En insectos herbívoros dichas compensaciones pueden estar siendo fuertemente influenciadas por los riesgos de la mortalidad o por el comportamiento alimenticio. En parasitoides (tercer nivel trófico) también se denota esta influencia teniendo individuos pequeños surgiendo de huéspedes que se alimentan de las hojas, pero que se desarrollan más rápido que aquellos que están más escondidos y que presentan un mayor tamaño con un tiempo de desarrollo más largo (Harvey & Strand, 2002). Es por esto que no se presentó una relación linear entre crecimiento y desarrollo del parasitoide con respecto al tamaño del hospedero, según lo que asumen los modelos evolutivos del tamaño del hospedero. Los hospederos grandes se presume son mejores para la aptitud del parasitoide porque contienen más recursos (Sequeira & Mackauer, 1992). Partiendo de esta hipótesis, se llevó a cabo el presente estudio, basándose en los resultados previos de Terán (2011) quien trabajó con los mismos sujetos de estudio, a excepción de *Diaeretiella rapae*. Sus resultados confirman que en las plantas con mayor contenido de Nitrógeno se desarrollaron los áfidos más grandes, por lo que se consideró que las plantas podrían tener este mismo efecto sobre los parasitoides. Sin embargo, dicha hipótesis no toma en cuenta que el estadio del hospedero es crucial para el desarrollo del parasitoide, en especial, en parasitoides que se desarrollan en áfidos que continúan alimentándose y creciendo después de la parasitación, por lo que no existe una relación lineal entre calidad y tamaño del huésped

(Sequeira & Mackauer, 1992). Sería interesante llevar a cabo un estudio como el propuesto por los anteriores autores haciendo que la avispa parasite a diferentes estadios ninfales separadamente para luego hacer disecciones de las momias y cuantificar su masa húmeda y seca, y ver si existe una relación entre calidad y tamaño del lhuésped. En las figuras 2 y 3 se comparó el TD con la longevidad, tampoco se potencia el TD con mayores medias de longevidad; las plantas con los individuos más longevos no tuvieron TDs menores como para compensar. No hay una relación entre las dos variables, a no ser el hecho de que en los primeros días de vida de la avispa adulta, el TD es alto y varía con el tiempo, a excepción del nabo en el que el TD fue mucho más largo en los últimos días de vida de la avispa adulta. Estos resultados podrían explicarse porque el TD y tamaño del cuerpo tienen relación en varios taxa, pero no en insectos parasitoides. Esto sucede porque cuando la tasa de desarrollo es independiente de la metabólica, la duración de la vida del adulto también es independiente como para adaptarse a su ambiente. Es el metabolismo el que está relacionado con la longevidad, y no el desarrollo. La variación interespecífica en las tasas de desarrollo intrínsecas del adulto, las diferencias en la distribución de lípidos para longevidad y reproducción, y las diferencias para descomponer carbohidratos como adulto son algunos factores que podrían estar sustentando esta relación (Seyahooei *et al*., 2011).

En la tesis predecesora al presente estudio, Terán (2011) indica que los áfidos en los que el TD fue menor fueron los criados en mostaza y los de mayor TD fueron los de rábano y col, estos resultados concuerdan totalmente con los obtenidos aquí, al menos en el TD de avispas machos (que no es muy distinto del de avispas hembras) con la diferencia de que el nabo es el de menor TD seguido del de mostaza. Esta concordancia demuestra una influencia

en las plantas que actuó a nivel de áfidos y de avispas modificando la duración del desarrollo en cada planta.

6.1.2 TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO POCLACIONAL DE ÁFIDOS

En cuanto a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional de áfidos, los datos obtenidos muestran la presencia de diferencias altamente significativas entre el nabo, mostaza, rábano y col. Las avispas en el rábano causaron un menor valor de RM indicando que el rábano presenta las mejores condiciones para que el RM de los áfidos disminuya, y el nabo presenta las mejores condiciones para que aumente. Se podría conjeturar que al ser rábano y mostaza las de menor población de áfidos, denotarían una cierta vulnerabilidad ante el parasitoide, pudiendo ser por la arquitectura de la planta en sí, el tipo de hoja (tricomas), etc, ya que la mostaza, por ejemplo, tiene unas hojas mucho más pequeñas que el resto de plantas, por lo que los áfidos, aún agrupándose en los cogollos, estarían mucho más expuestos (Anexo 8a). El rábano, por otra parte, presenta hojas mucho más grandes que el resto de plantas evaluadas, lo que les brindaría un mayor refugio, si se mantuvieran más alrededor de los cogollos; sin embargo, se pudo apreciar que los áfidos tendían más a permanecer en las venaciones de las extensas hojas del rábano (Anexo 8b), por lo que tal vez se encontraban más expuestos. Sería interesante evaluar más a fondo las características de cada tipo de hoja en relación al desempeño de la avispa para comprobar estos resultados. En un estudio con *Myzus persicae*, Vasicek y colaboradores (2001) determinaron que la mayor RM (sin la presencia del parasitoide) se dio en rábano, y la menor en col, lo que indicaría una mayor adaptabilidad al rábano que, como crece de forma espontánea durante el invierno, le sirve de refugio y le

permite reproducirse a una tasa conveniente. Estos autores recomiendan la eliminación temprana del rábano como maleza durante el invierno, para mantener bajas las poblaciones del áfido en otros cultivos durante el verano (Vasicek *et* al., 2001). Sin embargo, el presente estudio indica que el rábano favorece otras características de la avispa como fecundidad potencial, por lo que no sería beneficioso eliminar al rábano.

La RM de áfidos, aún sin la presencia de parasitoides, es afectada por la influencia de los disturbios y los reguladores sobre ésta, que representan factores independientes de la densidad. Los disturbios representan eventos de mortalidad de individuos que pueden tener una causa natural como son las heladas, inundaciones, sequías extremas, tornados, o pueden estar siendo causados por el hombre cuando éste aplica plaguicidas o ara un campo de cultivo. Los factores reguladores representan características del ambiente como la temperatura o la humedad que influencian la tasa en la que se utilizan los recursos. Además, está la escasez de recursos, actividad de depredadores y parásitos y acumulación de residuos tóxicos, que suelen aumentar conforme aumenta el tamaño de la población. Estos son factores dependientes de la densidad, por lo que la RM será menor cuando el número de individuos en la población es mayor. De aquí se desprende el concepto de capacidad de sostenimiento que es una propiedad dada por la población y por el ambiente donde vive ésta. Cuando la RM es negativa, significa que la mortalidad es mayor que la natalidad. Esto ocurre cuando la población está por encima de la capacidad de sostenimiento. En ocasiones, esto puede darse por cambios ambientales. La población debe adoptar una estrategia que le permita mantener una mayor capacidad de sostenimiento, por lo que los organismos con esta estrategia suelen ser pequeños, de vida corta y madurez temprana, adoptando de esta forma, un crecimiento poblacional exponencial (Batista, 2006). Hay evidencia que sostiene que el añadir diversidad floral aportaría con una

reducción de la población del hospedero al atraer más parasitoides, como en el caso de la población de áfidos de las cosechas de col, que disminuyó con la incorporación de un borde de *Phacelia tanacetifolia*, una planta con flores grandes y vistosas (Wratten *et al*., 2003). En el presente estudio, el nabo fue el que presentó un menor RM lo que no tendría consistencia con el mencionado estudio, pues el nabo, que fue el de mayor RM, presentó flores durante el curso de la investigación. Sería interesante poner a prueba esta hipótesis en el campo con cuadrículas de nabo, mostaza y rábano bordeando cultivos de col, en el lugar donde fueron adquiridas, Machachi.

Si bien el RM estaría reflejando directamente la efectividad parasítica sobre la población de áfidos, la sola presencia de la avispa cerca de la colonia de áfidos desencadena varias respuestas que afectan la mortalidad de los hospederos. Por ejemplo, al encontrarse una avispa cerca de una planta infestada, una feromona es liberada por los áfidos, a través de sus cornícolas, a modo de alarma para alertar a toda la población. Consecuentemente, es usual que ante dicha señal los áfidos respondan abandonando la hoja, desarrollándose en sus formas aladas o dejándose caer de la planta antes de ser atacados, suceso que también genera un porcentaje de mortalidad (Andorno, 2012; Oliver *et al*., 2012). Ya que el parasitoide no sólo mata a su hospedero al reproducirse sino también causa mortalidad al alimentarse de él, otra variable que suele analizarse para argumentar la tasa de mortalidad del hospedero es el "host-feeding" o alimentación del hospedero (Chacón Castro & López, 2010). Estudios recientes indican que además de las bacterias simbiontes, que proveen beneficios en la nutrición de los áfidos, también existen simbiontes secundarios que estarían mediando interacciones con el ambiente como la tolerancia termal, resistencia a hongos patógenos, además de conferir efectos protectores contra parasitoides. Éste último, fue probado mediante la bacteria

simbionte *Hamiltonella defensa* que, si bien no protege al áfido *Acyrthosiphon pisum* de ser parasitado por *Aphidius ervi*, sí evita que el parasitoide tenga un desarrollo completo (Oliver *et al*., 2012). De ahí que, el áfido seguiría viviendo, pero con una fecundidad parcialmente o completamente reducida, lo que genera una castración en él. La castración del áfido se da por el efecto del veneno inyectado y por los teratocitos del parasitoide (Oliver *et al*., 2012; Le Ralec *et al*., 2011; Digilio *et al*., 2000). El veneno tiene proteínas que actúan sobre los ovariolos, degenerando las células germinales y los folículos jóvenes. Los teratocitos, en cambio, tienen una acción citolítica sobre los embriones más maduros, los que no les afecta el veneno por estar protegidos por una cutícula gruesa. Los teratocitos además sintetizan y secretan grandes cantidades de proteínas para la nutrición del parasitoide en desarrollo, al incorporar aminoácidos del hospedero (Le Ralec *et al*., 2011). Sin embargo, la mencionada protección por medio de *Hamiltonella defensa* puede ser contrarrestada mediante la superparasitación. La avispa puede diferenciar a los áfidos infectados por dicha bacteria y selectivamente inyectar más de un huevo en estos áfidos; mientras que en los que no tienen la bacteria, inyecta uno solo. Contrario a lo que se podría pensar (esta estrategia conduciría a desarrollar avispas menos aptas) este tipo de superparasitismo generalmente conduce a un aumento en la aptitud de la avispa. Esto se debe a que, los teratocitos, que redirigen los recursos para el desarrollo de la larva, cuando son escasos o son defectuosos, evitan que se genere un ambiente favorable para el desarrollo de la avispa (Oliver *et al*., 2012). La castración en áfidos de primer estadio es completa, es decir, no existe una reducción de la fecundidad, el áfido nunca pondrá crías. Los efectos deletéreos de la castración ya son visibles un día después de la parasitación (Digilio *et al*., 2000). Según Mageroy *et al* en el 2011, en un estudio con *Daphnia magna* infectada con *Pasteuria ramosa*, la castración del hospedero sólo

sería adaptable, para el parasitoide, si el hospedero volviera a reproducirse. Por lo que la reducción de la reproducción del hospedero evolucionaría para ser más una propiedad que beneficiaría a los parasitoides, en lugar de los hospederos. Todos los factores mencionados influencian la RM de los áfidos por lo que se puede concluir que la RM no está relacionada directamente con el porcentaje de parasitismo.

En el presente estudio, el rábano fue la planta con la RM menor (considerando que los áfidos fueron atacados por la avispa durante cinco horas), lo que concuerda con Terán (2011) donde indica que el RM para *B. brassicae* fue mayor en la mostaza y menor en el rábano; sin embargo, la mayor RM se presentó en nabo, seguido de col y mostaza. Si bien el resultado del rábano concuerda, no se puede generalizar ya que son varios los factores que influyen en la dinámica poblacional del áfido, no sólo la parasitación como tal. Terán (2011) también recomienda llevar a cabo estudios en los que a los áfidos se les sea permitido permanecer más generaciones en sus plantas hospederas apara comprobar si hay un aumento en su desempeño. En el presente estudio se trabajo con áfidos criados hasta diez generaciones en sus plantas hospederas (cinco más en el anterior estudio), por lo que estarían más acostumbrados a sus respectivas plantas. Tal vez, por esta razón, la col tuvo un alto valor de RM (cerca del RM del nabo) en este estudio; contrario a lo que presenta Terán, que hace algunas observaciones concernientes a factores morfológicos de la hoja de col (glabra y con cera) que podrían ser causantes de un valor bajo de RM en dicha planta. Sería recomendable llevar a cabo un estudio de cruces recíprocos, esta vez analizando colonias de avispas criadas en las cuatro plantas mencionadas. De esta forma se podría conocer la dinámica poblacional de las avispas en cada planta y denotar si la calidad nutricional de las mismas o de sus áfidos influyen en la aptitud del parasitoide.

La RM es de gran utilidad como estimador bajo condiciones de laboratorio pues estima la capacidad máxima de una especie para multiplicarse, además del efecto de las condiciones ambientales sobre la capacidad fisiológica de crecimiento de dicha especie en un tiempo limitado (Andorno, 2012).

6.1.3 PORCENTAJE DE PARASITISMO

La variable porcentaje de parasitismo (%P) no tuvo diferencias significativas, pero se evidenció que la mostaza fue la más conveniente para el parasitoide; y la col, la menos. Estos resultados corresponden al segundo ensayo.

En el contexto de control biológico de áfidos, el porcentaje de parasitismo es uno de los parámetros de calidad más importantes a evaluarse, ya que se significa que las avispas hembras tuvieron una parasitación exitosa; aunque existen hembras infértiles y parasitaciones no exitosas (Fernández & Nentwig, 1997). A pesar de que sea o no exitosa (eclosione o no el adulto), el %P ya está influyendo directamente en el control biológico al reducir la reproducción del áfido y causar su eventual muerte.

En este sentido, algunas hembras llegaron a parasitar desde 8 áfidos en el caso del nabo hasta 173 áfidos, en el caso de la mostaza (por cada hembra); llegando a presentar un %P de hasta 71% en una de las repeticiones de nabo, y un 0% en una de las del rábano, en la que la hembra fue infértil. Fernández & Nentwig (1997), reportan un valor de hasta 342 áfidos parasitados por *Aphidius matricariae*; para *Aphidius colemani* mencionan desde 174 a 216 momias por hembra, aunque estos análisis fueron conducidos en cajas Petri y no en plantas completas. En el presente estudio, la media del número de momias producidas en mostaza fue

de 94,86, y el menor número de momias producidas se evidenció en la col con una media de 51,57 momias (Figura 7). Consecuentemente, la mostaza alcanzó el mayor %P con 39,69%, y la col, el menor con 17,68%. Ölmez Bayhan y colaboradores (2007), en un estudio similar con distintas plantas, encontró que la col fue en la que hubo mayor %P con 40,20%, y el nabo, el menor, con 32,64%. Otros estudios indican un %P de 89,7% para col y mostaza, 1,4% en brócoli (Amini *et al*., 2012). Las diferencias en el parasitismo sobre diferentes especies de plantas hospederas está probablemente siendo influenciado más por los componentes de la hoja, su morfología (Ölmez Bayhan *et al.,* 2007) y la complejidad estructural de la planta puesto que comprometerían una resistencia en el forrajeo de las avispas en busca de los áfidos (Fernández & Nentwig, 1997). Por observaciones personales, en la mostaza las avispas parecían tener un mejor desenvolvimiento ya que a los pocos minutos de haber sido introducido el parasitoide, éste ya alcanzaba la parte superior de la planta, que era donde mayormente se agregaban los áfidos (Anexo 9a); inclusive, en algunas ocasiones, ya se encontraba parasitando. Tal vez, la arquitectura misma de la mostaza permitió una mayor libertad para el vuelo de la avispa dentro del frasco, y las hojas y tallos delgados (aunque con pequeños tricomas) (Anexo 2b) permitieron que la avispa se desplace mejor ya que los áfidos parecían estar más expuestos; a diferencia de la col, en la que los áfidos tendían a agruparse en la yema apical que estaba rodeada por hojas de menor tamaño y cóncavas, formando una especie de refugio (ANEXO 8c). Amini y colaboradores (2012) señalan que los hiperparasitoides y el "sex ratio" influencian el %P, sobre todo en programas de liberación de avispas en el campo.

En un estudio realizado para demostrar las consecuencias de la pérdida de especies de plantas en comunidades áfido/parasitoides se concluyó que el %P se veía reducido con la

riqueza de plantas hospederas, probablemente se debe a una disminución en la capacidad de búsqueda del parasitoide o por la calidad del áfido en sí (Petermann *et al*., 2010). En el presente estudio, la mostaza fue la de mayor %P lo que concuerda con los resultados de Terán (2011) en los que concluye que la mostaza al tener mayor cantidad de nitrógeno de las cuatro plantas, también representa el ambiente más idóneo para el desempeño de los áfidos criados en ésta (mayor fecundidad, RM y menor TD).

Adicionalmente, se decidió tomar los resultados del ensayo 1 para %P debido a que fue la única variable que presentó diferencias significativas (p=0,017) entre tratamientos. Lo interesante fue que en este caso, la que presentó mayor %P fue el rábano, que posee el menor contenido de nitrógeno y por ende el ambiente menos favorable para los áfidos (Terán, 2011). Una razón para explicar la variación de resultados entre los dos ensayos en esta variable es que la genética y el acondicionamiento son esenciales al especificar la respuesta inicial que tenga el parasitoide frente a las señales que le permiten localizar a su hospedero. Más aún, la experiencia que adquiera, a través del aprendizaje, el parasitoide al forrajear en una planta o complejo planta/hospedero aumentaría el grado de respuesta a químicos volátiles ya sea que provengan de la planta misma (daño mecánico) o sean inducidos por los áfidos (ácido jasmónico) (Girling *et al*., 2006). En este sentido, sería conveniente realizar un estudio en el que se ponga a disposición del parasitoide las cuatro plantas infestadas y ver a cuál es atraído más rápidamente, lo que se podría contrastar con su respectivo análisis químico. Tales resultados serían muy útiles para plantear metodologías para llevar a cabo el experimento en el campo. El rábano pudo haber tenido un alto %P en el primer ensayo debido tal vez a que los áfidos estaban distribuidos mayormente a lo largo de las extensas hojas del rábano, frecuentemente se encontraban en las venaciones de las hojas y no tanto en los cogollos, razón

por la cual pudieron encontrarse más expuestos ya que no estaban en congregaciones como colonias sino mas bien tenían una distribución lineal (ANEXO 8b). La preferencia por una misma planta determinada suele ser por parte del parasitoide y su hospedero ya que estarían respondiendo positivamente a compuestos volátiles producidos por la planta. Las Crucíferas contienen glucosinolatos, compuestos que actúan como los principales atrayentes. En estudios con coles fertilizadas, se encontró que éstas poseían más contenido de glucosinolatos que las no fertilizadas, y por ende produjeron un aumento en la actividad y abundancia de áfidos; se menciona lo mismo para otro estudio, pero con *B. brassicae* (Duchovskienė *et al*., 2010).

En este sentido se podría argumentar que al alto %P del rábano en el primer ensayo pudo haberse dado más por la distribución de los áfidos en la planta, y el máximo %P en el segundo ensayo por parte de la mostaza pudo deberse por la experiencia aprendizaje y compuestos liberados a lo largo del tiempo (teniendo en cuenta que a las avispas se les permitió parasitar durante cinco horas en el primer ensayo, y para el segundo ensayo pudieron parasitar hasta el día de su muerte). Sin embargo, cabe mencionar que los resultados del ensayo 1 tienen una semejanza a los mostrados por Antolin y colaboradores (2006) en los que no encontraron diferencias entre "sex ratio", tiempo de desarrollo, productividad y supervivencia de inmaduros en áfidos del guisante de alfalfa y trébol, pero sí se diferenciaban en su resistencia al parasitismo. Además, es importante resaltar que *Aphidius ervi* tuvo un tiempo de uno a dos días para ajustarse a una nueva especie de hospedero antes de poder alcanzar su %P potencial (Elliot *et al*., 1994).

Los parasitoides usualmente son más eficientes al poco tiempo de haber eclosionado (Fernández & Nentwig, 1997), por lo que se esperaría tener una mayor producción de momias en los primeros días vida de adulta de la avispa. En el presente estudio no se realizó un

seguimiento diario de la avispa y de su producción de momias, razón por la cual no se podría demostrar lo mencionado anteriormente. Sin embargo, por observaciones personales, las avispas efectivamente demostraban una mayor actividad en los primeros días luego de ser introducidas a los frascos conteniendo las plantas infestadas.

6.1.4 "SEX RATIO"

El porcentaje de hembras eclosionadas o "sex ratio" (SR) puede llegar a ser un factor aún más importante que el número de adultos emergidos. Esto es debido a que, mientras más sesgado hacia las hembras esté, los parasitoides, como agentes de control biológico de áfidos, serán más efectivos, por la razón de que únicamente las hembras son las que están generando una mortalidad de áfidos (Fernández & Nentwig, 1997). Éste parámetro es importante para conocer las estrategias reproductivas de las avispas. En avispas parasíticas, el patrón suele tender a dar más hembras, yendo desde ligeramente sesgado a dar machos, hasta dar progenies únicamente de hembras (Qayyum, 2000). Este patrón, que tiende a dar más hembras, aporta con más individuos a la población total porque contribuye con más genes que aquellas poblaciones en las que el "sex ratio" es 1:1 (Futuyma, 2005).

Si bien estos resultados del presente estudio demostraron que las especies de plantas no influencian la dinámica de la población de *D. rapae*, sí indican que el nabo fue la planta de la que surgió el mayor SR (51%), y el menor se obtuvo en el rábano y la col (38%). Se evidenció que el nabo fue la única planta en tener un SR sesgado hacia hembras por lo que representaría la mejor en este sentido; aunque, según la IOBC (International Organisation for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants), de todos los parasitoides, al menos un

45% deben ser hembras como para beneficiar el control biológico (Fernández & Nentwig, 1997). Al igual que la vasta mayoría de Hymenópteros, *Diaeretiella* presenta una reproducción conocida como arrenotoquía (Fernández & Nentwig, 1997), una haplodiploidía para la determinación del sexo en donde los huevos no fertilizados se desarrollan como machos, y los fertilizados, en hembras (King, 1989). Por tanto, el SR en organismos con esta reproducción está fijado por la proporción de huevos fertilizados. Adicionalmente, el SR estaría dependiendo de factores externos durante la ovoposición y del tamaño del hospedero, edad de la hembra y temperaturas extremas (Fernández & Nentwig, 1997) y densidad poblacional de hospederos a los que respondería directamente (Fox *et al*., 1996). Fernández & Nentwig (1997) mencionan que se obtuvo un 46,6% de hembras del total de eclosionados para *Aphidius colemani* parasitando a *Myzus persizae* criado en col china (*Brassica chinensis*), resultado inferior al máximo obtenido en el presente estudio, pero que se asemeja al de la mostaza (45,7%). Un SR que tienda a dar mayormente hembras puede significar un aumento en los porcentajes de parasitismo en las subsecuentes generaciones (Antolin *et al*., 2006). El SR puede estar siendo influenciado por la temperatura ya que varios estudios apuntan a que un aumento en la temperatura implica una disminución en el SR. Las altas temperaturas pueden estar afectando la provisión de esperma y porcentaje de hembras en *D. rapae*. Las temperaturas extremas (10-30°C) a las que se expuso *A. colemani* y *A. matricariae* también resultaron en un SR con tendencia a machos. Cuando *D. rapae* fue criada con *Myzus persicae*, presentó un SR sesgado a dar machos al poner a su disposición un número excesivo de hospederos (Amini *et al*., 2012, Fox *et al*., 1996). Los SR de la avispa *Diadegma insulare* parasitando a la polilla *Plutella xyllostella* (especialista en Brassicaceas) resultó con tendencia a dar más hembras en plantas altamente fertilizadas, y machos en plantas poco fertilizadas

(Fox *et al*., 1996). Las avispas hembras pueden manipular el SR de su descendencia como respuesta a la disponibilidad de recursos. Esta manipulación es conseguida a través de la haplodiploidía, y el criterio para evaluar la disponibilidad de recursos por parte del parasitoide está determinado por el tamaño o por la edad del hospedero. Los modelos de tamaño del hospedero predicen que una mayor proporción de hembras se desarrollarán en hospederos grandes. Estas avispas serían más grandes, lo que significaría un efecto más beneficioso en la aptitud en las hembras que en los machos. Las avispas ovipositarían mayormente machos en hospederos jóvenes, que aunque tengan la misma cantidad de recursos que los más maduros, los machos son menos eficientes al aprovechar los recursos del hospedero (King, 1989; Sequeira & Mackauer, 1992). Esto también dependerá de la especie de hospedero. Dentro de especies, esta relación se cumple. Por ejemplo, si una hembra parasitoide tiene a su disponibilidad un hospedero joven de una especie grande y un hospedero adulto de una especie pequeña, entonces puede preferir el primero porque le proveería de más recursos a lo largo del tiempo (King, 1989). El hecho de que el parasitoide tenga un amplio rango de hospederos en plantas de varias familias puede estar reduciendo la habilidad del parasitoide para reconocer y responder a las diferencias de calidad entre estas plantas. Por lo tanto, cuando sus hospederos usan un espectro de plantas menor, en el que las plantas presenten mayor similitud en compuestos secundarios, los parasitoides podrán diferenciar mejor a sus hospederos y evaluar su calidad (Fox *et al*., 1996). Este es el caso de *Diaeretiella*, que mayormente está atacando a hospederos de las Brassicaceas (Elliot *et al*., 1994) y familias relacionadas, lo que implicaría que en el presente estudio se den diferencias significativas en SR entre nabo, mostaza, rábano y col; sin embargo, este parasitoide ataca a más de 60 especies de áfidos por lo que es polífago (Antolin *et al*., 2006; Le Ralec *et al*., 2011).

En cuanto a la relación del SR con la longevidad de la avispa progenitora, podemos concluir que si bien hay una variación en todos los casos (Figuras 8, 9), se evidencia un repunte en la eclosión de hembras en los primeros tres días de vida para los cuatro casos. Adicionalmente, se observa una tendencia a una disminución de SR hacia los últimos días de vida de la avispa progenitora. No obstante, en el rábano el SR se mantiene en un porcentaje considerable aún al final de la vida de la avispa. Esto puede estar relacionado al hecho de que el rábano presentó la mayor fecundidad potencial con un mayor número de huevos en sus ovarios. El SR depende de la edad de la avispa, por lo que tenderá a poner más hembras al inicio de su vida adulta, y más machos más adelante en su vida (a pesar de que haya tenido múltiples cópulas) (Tylianakis, 2002). Además se puede concluir que mientras más sesgado esté el SR a beneficiar a las hembras, el parasitoide se desarrollará para ser mucho más efectivo al controlar áfidos durante un mayor periodo de tiempo (Fernández & Nentwig, 1997).

6.1.5 FECUNDIDAD DIFERENCIAL

El número de avispas eclosionadas del total de momias formadas conocida como Fecundidad Diferencial (FD) es otra variable útil para representar la aptitud de la avispa al denotar el éxito reproductivo de ésta (Tylianakis, 2002). En el presente estudio, la mayor FD se presentó en el nabo (13%), y la menor en el rábano (6,5%) y presentaron diferencias altamente significativas entre las cuatro plantas. Existen algunos factores determinando esta variable. Tylianakis (2002) indica que la FD aumentó conforme se incrementaban la longevidad y número de huevos de *Aphidius rhopalosiphi* cuando se le proveyó fuentes de

recurso alternas como plantas con flores. El nabo en este caso fue la mejor planta para la FD ya que pudo haber representado un ambiente más favorable al presentar floración.

Factores externos también afectan la eclosión. Si bien la formación de la momia protege a la larva de parasitoide de daños externos y es menos susceptible a la desecación que los adultos, el adulto eclosionado ya depende de la comida (néctar) y del agua, que si no se encuentran disponibles, pueden ocasionar sustanciales pérdidas (Fernández & Nentwig, 1997).

La temperatura es otro factor que afecta la FD. Si bien temperaturas dentro del mismo umbral para el tiempo de desarrollo aumentan la tasa de eclosión, al exceder este umbral, se presenta una diminución en la fecundidad (Amini *et al*., 2012). Esto también se comprobó por observaciones personales. Inclusive, se sospecha de una desecación de momias por sobreexposición al sol en algunas de las plantas evaluadas.

Las ya mencionadas bacterias simbiontes secundarias también están afectando la eclosión de avispas, puesto que impiden que la larva del parasitoide se desarrolle hasta adulto (Oliver *et al*., 2012). Asimismo, la acción de este simbionte puede contrarrestarse con el auto-superparasitismo. La avispa puede parasitar más de una vez a su hospedero por lo que va a ovipositar más de un huevo dentro de él. Las hembras suelen preferir superparasitar hospederos grandes ya que muchos hospederos pequeños que fueron superparasitados murieron y lo que pudieron sobrevivir no contenían más de dos huevos dentro (Kant *et al*., 2011). Otro factor del que puede depender la FD es la diapausa (Muñiz Reyes *et al*., 2011), que es un tipo de dormancia en la que los parasitoides entran a un estado inactivo iniciado con anticipación ante condiciones adversas, durante periodos poco favorables como el inverno (Jervis, 2005). Una alta mortalidad de larvas y pupas puede tener su origen en un agotamiento

en las reservas de energía durante la diapausa, por lo que los parasitoides no pueden completar su desarrollo y posterior eclosión (Muñiz Reyes *et al*., 2011). Sin embargo, la diapausa en parasitoides es difícil de evaluar por las interacciones que ocurren a tres niveles tróficos. Los factores que gatillan la diapausa pueden ser percibidos directamente por la avispa o indirectamente a través de señales fisiológicas liberadas por el hospedero (Jervis, 2005).

En las figuras 11 y 12, el número de eclosionados presenta un repunte inicial con un subsecuente variación en los cuatro casos, excepto en rábano (Figura 12a), en la que hay una tendencia a la disminución en FD a lo largo del tiempo. La FD estuvo mejor representada (mayor número de eclosionados) en el nabo y también en el tiempo de desarrollo (menor TD) (Tabla 2), lo cual es lógico ya que las dos variables se relacionan.

6.1.6 FECUNDIDAD POTENCIAL

Otra medida de la fecundidad es la fecundidad potencial (FP) como la carga de huevos contenidos en los ovarios de la avispa. En el presente estudio, el rábano presentó hembras con un mayor número de huevos (155,3), mientras que la col tuvo el menor número (120,1), variando desde 26 huevos en una de las avispas de mostaza hasta 267 en una de las de la col. Por lo tanto, el rábano representó un ambiente más conveniente para esta variable. Estos resultados varían con los de *Aphidius colemani* cuyas hembras pueden poner hasta 100 huevos durante su vida de adulto (Fuentes Contreras, 2009); sin embargo, tienen mucha similitud con los presentados por Qayyum (2000) para *Diaeretilla rapae* con 149, 2 huevos cuando parasitaban a *Myzus persicae* en coles de bruselas. Al igual que con la fecundidad diferencial, la FD también depende de la dieta del parasitoide. La FP de *Diaeretiella rapae* fue mayor

cuando se le suministró azúcar que cuando se las alimentó con polen o sólo con agua. El néctar, alto en contenido de carbohidratos, les provee la energía; sin embargo, el polen que usualmente es ingerido con el néctar, proporciona nutrientes para la producción de huevos en algunas especies (Wratten *et al*., 2003). Estos recursos florales les permiten a los parasitoides potenciar su éxito reproductivo a través del aumento en la longevidad y la carga de huevos, y mejorando de esta forma el control de plagas de áfidos (Tylianakis, 2002).

El concepto de auto-superparasitismo antes mencionado, implicaría una pérdida de huevos al inyectar más de uno en un hospedero del que emergerá un solo parasitoide; sin embargo, esta situación es beneficiosa al tener una baja disponibilidad de áfidos. Además, el supeparasitismo también puede aumentar la probabilidad de supervivencia ya que dos larvas podrían suprimir el sistema inmune del hospedero mejor que una (Kant *et al*., 2011). Una vez que el superparasitismo ocurre, la habilidad de la hembra para distinguir entre hospederos parasitados de los no parasitados se vuelve más importante ya que le permitiría guardar huevos y aumentar el éxito reproductivo al parasitar a un mayor número de hospederos. Es por esto que mucha de la actividad con el ovipositor tiene que ver con la oviposición mayormente, pero también le sirve para evaluar la calidad del hospedero, presencia de huevos ya parasitados y la inyección de veneno que paraliza los apéndices del hospedero para facilitar la entrada del huevo, todo esto antes de la oviposición (Kant *et al*., 2011). Esto se pudo evidenciar al momento de hacer experimentar a las avispas con su áfido. Muchas picaban al hospedero en repetidas ocasiones, a pesar de la defensa que el hospedero presentaba al alzar sus patas posteriores en defensa.

El superparasitismo en *Diaeretiella rapae* toma lugar cuando la densidad del hospedero es mucho más baja que su FP, por lo que sería beneficioso poner más de un huevo

por hospedero ya que aumentaría la probabilidad de supervivencia y emergencia de al menos un parasitoide (Zhang *et al*., 2010). Según Terán (2011), el rábano fue en el que los áfidos tuvieron una menor tasa de crecimiento poblacional, por lo que su población tendría una menor densidad. Estos resultados se pueden relacionar con los del presente estudio ya que justamente el rábano fue el que desarrollo avispas con un mayor número de huevos, por lo que se sospecharía una superparasitación. Si esto fuera cierto, la FD (número de eclosionados) también hubiera aumentado para rábano, en vez de nabo. Pero como ya se mencionó, factores como la temperatura también regulan la emergencia de parasitoides.

Adicionalmente, como esta avispa emerge con huevos desarrollados, entonces el alto número de huevos por hembras podría haber influenciado a las hembras para que ejecuten repetidas oviposiciones en los hospederos disponibles (Kant *et al*., 2011). Estas conclusiones pueden aplicarse al presente estudio, al explicar el porqué el rábano, que es el de mayor FP, no es también el de mayor %P o FD. Pudo haberse presentado una actividad superparasítica en los ensayos; sin embargo, la única forma de poderlo constatar hubiera sido al llevar a cabo disecciones en áfidos parasitados que aún no momificaban (Reyes Vargas, 2009).

Cabe resaltar que la técnica de disección utilizada en el presente estudio fue la más apropiada ya que otras técnicas, como la de Tylianakis en el 2002, proponen la separación de huevos sólo con la ayuda de un cubreobjetos, que se presiona levemente con el propósito de romper el ovario y liberar a los huevos para contarlos, con la ayuda de un microscopio; sin embargo, esta técnica pareció poco adecuada ya que los huevos no se separaban completamente de su agregado y la contabilización era subestimada ya que no todos se llegaban a tinturar.

6.1.7 PESO SECO

La variable del peso seco fue evaluada para analizar si había una relación con la fecundidad, por lo que sería un buen indicador de la aptitud de la avispa en ese sentido. Los resultados indican que no existieron diferencias significativas entre plantas, pero el nabo y el rábano fueron las plantas de las que emergieron las hembras con mayor peso seco con 0,030g, y un menor peso de 0,006g para la mostaza.

El principal factor influyendo el peso de la avispa es el tamaño del hospedero en el que se desarrolla, por lo que el tamaño de momias y avispas dependen de aquello (Fernández & Nentwig, 1997). En este sentido, las diferencias de tamaño en las avispas pueden reflejar diferencias en el tamaño de hospederos parasitados, ya que en Aphidiidae esta correlación es positiva, como lo demuestra *Diaeretiella rapae* al parasitar *Brevicoryne brassicae*, y otras especies de hospederos más, al criarse en *Brassica oleracea* (Elliot *et al*., 1994). Sin embargo, otros autores mencionan que la calidad nutricional del hospedero no sólo depende de su tamaño. Al analizar el desempeño de *Diaeretiella rapae* en tres hospederos: *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae* y *Rhopalosiphum padi*, notaron que éste último presentó parasitación incompleta, resultando en la muerte de la larva y en general una aptitud menor al de los otros dos. Aunque su tamaño es menor, hay otros factores que afectaron el tamaño de las avispas que lo parasitaron. Los parasitoides se compenetran altamente con la fisiología de su hospedero, a tal punto que muchas veces puede llegar a manipular el metabolismo de éste a través de factores embriónicos y maternales resultando en un mejoramiento nutricional del áfido (Le Ralec *et al*., 2011). Además, cuando se crió cuatro especies de áfidos siendo parasitados por *Aphidius colemani*, las dos especies más grandes, *Myzus persicae* y *Schizaphis graminum* resultaron en parasitoides más grandes; sin embargo, el número de huevos entre los

dos era el mismo. Esto apunta a que no sólo el tamaño del hospedero sino también la habilidad de la larva por aprovechar recursos nutricionales de sus distintos hospederos son importantes factores para determinar la FP (Sampaio *et al*., 2008).

Hospederos más grandes tenderían a ser superparasitados, pero como presentan recursos fijos para el desarrollo del parasitoide, mientras más huevos se pongan, cada larva tendría menos recursos. Sin embargo, los hospederos mas grandes también tienen defensa inmune mayor, por lo que dos larvas podrían debilitarlo más fácilmente. Adicionalmente, este fenómeno aumentaría la nutrición y supervivencia del parasitoide ya que, al estar más de una larva dentro, por la competencia intrínseca, sólo una sobrevivirá para eclosionar. Lo que implica que la sobreviviente consumirá todos los recursos, inclusive a las larvas derrotadas, presentándose el canibalismo. No suficiente con esto, los recursos para la larva aumentarían conforme más larvas se desarrollen en un mismo hospedero ya que al estar en mayor número, consumirán los recursos del hospedero más rápido. Al acabársele los recursos tan pronto al hospedero, éste necesitará comer más para su propia supervivencia; por lo que el superparasitismo podría estar aumentando la eficiencia en alimentarse del áfido, y haciendo que el parasitoide disponga de más recursos. El superparasitismo entonces podría aumentar la calidad, si no cantidad de la progenie (Kant *et al*., 2011).

Finalmente, el “sex ratio” también se ve relacionado con el tamaño del hospedero. Las avispas hembras, por lo general, son más grandes que los machos. Las hembras suelen ovipositar en hospederos grandes a sus hijas hembras, y a los machos, en hospederos pequeños debido a que las hembras crecen más rápido y necesitan más recursos (King, 1989). Sin embargo, esto depende del tamaño de la especie de hospedero. Las hembras son más grandes

que los machos cuando se desarrollan en especies pequeñas de áfidos, y presentan un similar tamaño cuando se desarrollan en especies grandes (Sampaio *et al*., 2008).

6.1.8 LONGEVIDAD

La última de las variables a evaluar es la longevidad. Los resultados muestran que las avispas criadas en mostaza fueron las que vivieron más días como adultas (16,14 días), y las menos longevas fueron las del nabo (8,6 días), con una variación desde apenas 2 días de vida para una avispa en el rábano, hasta 21 días para una avispa de col y otra de mostaza. La mostaza representó la planta con el ambiente más favorable para esta variable. Existieron diferencias altamente significativas entre las cuatro plantas. Ölmez Bayhan y colaboradores (2007) reportan una longevidad de hembras de *D. rapae* criadas en *B. brassicae* de 11,6 en col, 11,3 en nabo y 11,6 en mostaza silvestre. En *Myzus persicae*, tuvieron una longevidad media de 10,4 días con un máximo de 12 días cuando se desarrollaron en coles de bruselas (Qayyum, 2000). La longevidad en Aphiididae está influenciada por la temperatura, la humedad relativa, la calidad y cantidad de comida. La temperatura más beneficiosa es a 21°C (Fernández & Nentwig, 1997). En hembras de *D. rapae*, la longevidad es inversamente dependiente de la temperatura, por lo que, temperaturas fuera del umbral generan una disminución de la longevidad (Amini *et al*., 2012). La humedad relativa, conforme incrementa, también incrementa la longevidad del adulto. Esto no se aplicaría a los resultados, ya que el rábano presentaba una visible y excesiva humedad en relación a las otras plantas, mas sus avispas no presentan una mayor longevidad, tal vez se deba a su mayor pubescencia (Anexo 2c). Hay evidencia que incrementando la alimentación con agua y miel, *Aphidius*

colemani alcanza un máximo nivel de longevidad (Fernández & Nentwig, 1997). Otros autores mencionan la calidad nutricional de la planta, del áfido y toxinas secuestradas por el áfido como determinantes (Ölmez Bayhan *et al*., 2007).

En general, los Aphidiidos inyectan la mayoría de sus huevos durante los primeros días de su vida como adultos (hasta el 88% de huevos en los dos primeros días) por lo que es importante que la hembra adulta sobreviva estos primeros días. En el presente estudio, las avispas sobrevivieron una media mínima de 8, 6 días, por lo que en ese sentido todas fueron exitosas en las cuatro plantas, aún en el caso de la avispa de rábano que vivió apenas dos días. Esto sugiere que las hembras pudieron hacer uso de su potencial de parasitación antes de su muerte (Fernández & Nentwig, 1997). En un sentido general, es usual que los individuos con altas tasas de desarrollo (menor tiempo de desarrollo) y reproducción tengan una longevidad más baja. Esto ocurre porque cada individuo adquiere una cantidad limitada de recursos tales como agua, nutrientes y energía que deberá dividir entre compuestos o estructuras con diferentes funciones. De acuerdo con esto, los resultados aquí presentados concuerdan en el caso del nabo que es el que sus avispas presentan un menor tiempo de desarrollo y mayor número de eclosiones, pero a su vez, son las que tienen menor longevidad.

Por otra parte, una mayor longevidad significaría una mayor eficiencia de los individuos para aprovechar recursos (Batista, 2006). Consecuentemente, las avispas de mostaza, que presentan la mayor longevidad, también presentan mayor porcentaje de parasitismo (Figura 8). Si bien la longevidad en col es cercana a la de mostaza, su %P es el menor, por lo que la mostaza representaría la planta más favorable para la parasitación por parte de la avispa y también para su supervivencia. Tomando en cuenta esta relación, y añadiendo el hecho de que si bien la mostaza no fue la de mejor desempeño en variables como

tiempo de desarrollo, fecundidad potencial y “sex ratio”, sí fue la segunda mejor, se puede considerar que, en conjunto, representaría la planta de donde se originan avispas de mejor aptitud biológica.

Las características morfológicas de las plantas pudieron ser claves para definir las diferencias de longevidad entre plantas. La presencia de tricomas en las hojas de nabo, mostaza y rábano representarían un obstáculo para el desplazamiento de las avispas (Anexo 2a, b, c). Por esta razón, es probable que las hembras tengan que gastar más energía para poder movilizarse entre los tricomas, por lo que su consumo metabólico aceleraría, y también su muerte (Chacón Castro & López, 2010). Esto no ocurriría en la col que presenta una hoja glabra, pero con cera (Anexo 2d). Los resultados muestran que mostaza y col fueron las plantas con avispas de mayor longevidad, y el rábano y el nabo las de menor longevidad. Esto está en concordancia con respecto a la pubescencia de las hojas ya que el nabo y el rábano presentan la mayor pubescencia; mientras que la mostaza presenta tricomas de menor tamaño y en menor cantidad, y la col no presenta tricomas, pero sí una especie de cera en las hojas (Anexo 2) que dificulta el desplazamiento de los áfidos (Anexo 9b), tal vez no sea de esta misma forma para las avispas, que parecían desenvolverse normalmente al desplazarse por la planta (Anexo 9c) (obs. pers.). Los pequeños tricomas de la mostaza parecen representar un menor obstáculo para la avispa que la col que es glabra. Aunque esta última presente cera, el mayor obstáculo de esta planta constituirían las yemas apicales que presentan hojas jóvenes alrededor. Estas hojas usualmente tienen una forma cóncava que sirve de refugio a las colonias de áfidos (Anexo 2d). Además, como la mostaza presenta foliolos más pequeños que los de la col, la búsqueda del parasitoide conllevaría menos esfuerzo (menos caminata y menos vuelo), al estar los áfidos más asequibles (Anexo 2b). Adicionalmente, el nabo, a pesar de tener menos

tricomas que el rábano, representaría un mayor obstáculo para las avispas porque además es muy propenso a desarrollar un hongo en sus hojas y tallos (Mildiu velloso) (Anexo 2a). Otro factor que podría explicar porqué la col representa el segundo mejor ambiente para la potenciación de la longevidad, y no el primero, es la aparente mayor producción de rocío de miel por parte de los áfidos criados en esta planta. Esta producción es visiblemente más abundante que en las otras plantas, tal vez porque la arquitectura de la planta permite la concentración de esta en surcos, sobre todo en la parte apical. La acumulación de la mielecilla propensa el desarrollo de hongos en ésta (Anexo 10a) y además representa un obstáculo para la avispa, y ocasiona que las momias atrapadas en ella no eclosionen al estar totalmente cubiertas por esta sustancia y/o por el hongo que albergan (Anexo 10b).

Finalmente, una de las explicaciones para la falta de variación en el desempeño del parasitoide en las cuatro plantas puede radicar en los procesos de detoxificación y excreción de los áfidos que podrían diluir compuestos secundarios que la planta produce frente al ataque. Entonces, aunque la larva tenga que alimentarse obligatoriamente de los tejidos del hospedero (ingiriendo algunos de estos compuestos tóxicos) la influencia de la planta sería más fuerte en lo áfidos que en los parasitoides que los atacan (Hendricks, 2009).

6.2 ASPECTOS METODOLÓGICOS

En los invernaderos, las condiciones ambientales difieren de las del campo. Los invernaderos además de favorecer el crecimiento de cultivos, también favorecen a las plagas y a sus enemigos naturales debido a la ausencia de mortalidad causada por el clima (Fernández & Nentwig, 1997).

Mucha de la variación observada en los datos puede adjudicarse a las condiciones del invernadero. Los cultivos de invernaderos están influenciados por el clima en su interior, por lo que deben permanecer dentro de un rango determinado de valores. Se deben controlar las variables: radiación, temperatura, humedad relativa del aire, concentración de CO_2, ventilación natural, malla de sombreo, calefacción, clima en el exterior, el cultivo, y el estado de otros elementos de invernadero como cubierta y suelo (Guzmán *et al*., 2005). Muchos de los estudios de este tipo utilizan cámaras climatizadas para el total control de las variables ya mencionadas (Lankin *et al*., 1997; Amini *et al*., 2012), a modo de evitar resultados sesgados producto de la intervención de dichas variables en el muestreo.

Al ser el invernadero antiguamente una bodega, se trató a la medida de lo posible adecuar las instalaciones para que funcione el invernadero. Si bien ya un estudio fue llevado a cabo en él, variables tan importantes como la temperatura no pudieron ser estandarizadas por lo que se trabajo en condiciones medias entre invernadero y campo. La mayoría de variables analizadas en este estudio son influenciadas por la temperatura por lo que pudo haber un sesgo allí.

Por otra parte, este estudio aporta también con información útil para la implementación de protocolos para la crianza tanto de plantas, áfidos y avispas. Los frascos de plástico

adaptados para la crianza de parasitoides resultaron de gran utilidad al ahorrar espacio, permitir el desarrollo de los tres organismos y facilitar la manipulación para evaluar variables como la longevidad, en donde la avispa debía de ser chequeada a diario para comprobar su supervivencia. La adecuación de los frascos permitió el riego a diario de las plantas y la alimentación de las avispas. Sin embargo, se debería pensar en futuras adecuaciones ya que, por ejemplo, el rábano presentó una excesiva humedad, a tal punto de que empañaba todo el frasco dificultando la visualización de los insectos e interviniendo en cierto grado en el desenvolvimiento de éstos, ya que se observó que, en ocasiones, las avispas caminando en las paredes del frasco tenían dificultad al desplazarse debido a las gotas de agua formadas alrededor. Este suceso conlleva a otra recomendación que sería la implementación de más dataloggers para que sea posible colocar uno en cada frasco o por lo menos en cada tipo de planta, ya que sólo se colocaron en los nabos, para así tener datos de la variación de temperaturas en cada planta.

El riego de las plantas dentro de los frascos se lo hizo directamente sobre la tierra de la planta y sin excederse ya que aún la más mínima acumulación de agua en el frasco, implicaría un gran riesgo de la avispa para quedarse atrapada en el agua y morir ahogada.

Las grandes temperaturas durante el día harían que la miel con que se alimentaba a las avispas se evapore muy rápido en la malla del frasco, por lo que se colocó igual proporción de agua que de azúcar.

Hubiera sido favorable para la investigación analizar el porcentaje de parasitismo de la avispa a diario, a fin de comprobar que la avispa tiene una mayor actividad parasítica en los

primeros días de vida. Sin embargo, no se pudo llevar a cabo este análisis por dificultades metodológicas.

En cuanto a la fecundidad potencial, las disecciones deben realizarse con hembras de no más de tres días de eclosiondas, ya que si bien la avispa puede seguir madurando huevos durante su vida, la tasa de maduración disminuye conforme la edad (Tylianakis, 2002). Por lo que la contabilización de huevos se dificulta al encontrase éstos en mal estado y, además, podría existir una subestimación en el conteo.

Los resultados tanto de longevidad como de tiempo de desarrollo tienen su importancia metodológica y práctica. Saber cuánto demora la avispa en desarrollarse y cuántos días vive como adulta ayuda a establecer protocolos para poder programar de manera más adecuada una investigación. Además este conocimiento facilita la transportación y manipulación de las momias y adultas si se las quisiese llevar al campo o comercializar.

6.3 ALCANCE Y PROYECCIÓN DEL ESTUDIO

En general, las diferencias no significativas encontradas en la mayoría de variables pudieran adjudicarse a una posible capacidad de la avispa a responder rápidamente a la selección en un nuevo ambiente (Antolin *et al*., 2006; Elliot *et al*., 1994). Esto se evidenció en estudios ofreciendo hospederos alternativos a la avispa. El uso de una sola especie de hospedero es favorecida siempre y cuando el hospedero permanezca abundante (Antolin *et al*., 2006). En el campo la probabilidad de que esto pase depende además de las condiciones ambientales, que difieren de las de invernadero, en las que son más controladas. Además de buscar y aceptar un hospedero, en el campo también deben dispersarse y localizar su comida y

hospederos a distancia (Elliot *et al*., 1994). Si bien todas las plantas parecen ser igualmente beneficiosas para la cría de *D. rapae*, la mostaza parecería ser la más favorable por presentar relativamente altos valores en la mayoría de variables. Este resultado es importante ya que se podría pensar en planes de manejo de plagas en el campo añadiendo plantas de floración rápida, como es el caso de la mostaza, en un agroecosistema para aumentar la efectividad de los enemigos naturales, al momento de su liberación (Wratten *et al*., 2003). *D.* rapae es especialmente eficiente al detectar plantas Brassicaceas infestadas de áfidos porque es atraída por sus compuestos volátiles (Amini *et al*., 2012). La mostaza al ser Brassicaceae, tener floración y presentar características favorables para la aptitud del parasitoide sería una buena candidata para este tipo de estrategias. Sin embargo, sería importante hacer un estudio antes, en el que se pongan a prueba las mismas cuatro plantas a disposición del parasitoide para verificar a cuál es más atraído, y corroborar esto con análisis químicos de la cantidad de glucosinolatos de cada planta, mismos que son los principales atrayentes químicos de Brassicaceae.

Según algunos autores, el éxito del control biológico no ha mejorado en más de 100 años. Esto se atribuye a la falta de atención en general que se le ha dado a las necesidades ecológicas de los agentes del control biológico (Lavandero *et al*., 2006).

El uso de insecticidas, si bien es el más utilizado método de control de plagas, por lo general, no es selectivo y se aplica sin conocimiento previo de la densidad poblacional de plagas y de enemigos naturales. El uso sostenido e indiscriminado de insecticidas de amplio espectro ha tenido graves repercusiones en los ecosistemas como: la reaparición de plagas ya controladas, el brote de plagas secundarias y la generación de resistencia en las plagas. Todos estos sucesos están estrechamente relacionados con la escasez o inexistencia de enemigos

naturales (Lankin *et al*., 1997). Si bien el control biológico no es muy aceptado aún en el Ecuador, se podría introducirlo de a poco en los cultivos que estén controlando sus plagas mediante químicos. Algunos autores apuntan que una combinación de estos dos métodos de control lograría controlar poblaciones de plagas. El uso de insecticidas, que no presenten efectos adversos para los enemigos naturales (Tamaran, pyretroides), y la liberación de los mismos en el campo actuarían en conjunto para aumentar el control (Amini *et al*., 2012). Así, estos plaguicidas eliminarían a los genotipos susceptibles de áfidos, para permitir que los parasitoides se encarguen de los resistentes (Duchovskienė & Raudonis, 2008)

Se podría especular que la falta de diferencias entre plantas en relación a la aptitud de *D. rapae* se dio porque esta avispa ataca mayormente a hospederos de las Brassicaceas. Si bien, también ataca a otras especies (polífago), parecería ser que dentro de esta familia, la avispa no presente diferencias en la aptitud. Sin embargo, valdría la pena poner a prueba a plantas de la misma familia como la coliflor y el brócoli, que son de importancia económica.

El acelerado aumento de cultivos de col, brócoli y otras Brassicaeas de consumo en Machachi, y el rápido aumento de las poblaciones de *Brevicoryne brassicae,* justifican la importancia de determinar potenciales estrategias de control biológico que limiten el daño que causan. La producción de brócoli ha presentado un gran dinamismo en años recientes, lo que lo convierte en uno de los productos más importantes de la sierra, según datos estadísticos de la CORPEI (Corporación de Promoción de Exportaciones e Inversiones) (Cevallos Ruíz, 2010). La proyección de la exportación de brócoli crecerá significativamente, sobretodo en Chimborazo, en donde agricultores como los de la Corporación Huertos Gatazo Zambrano, tras haber recibido recientemente el certificado de calidad han realizado sus primeras exportaciones a Europa. Por lo que se planea incrementar el cultivo de 10.000 plantas de

brócoli semanalmente a 500.000 plantas (MIPRO, 2012). No solo por el comercio exterior sino también por la producción nacional y el cultivo familiar, es de suma importancia mitigar los daños causados por insectos plaga como los áfidos, por lo que exhaustivos estudios son necesarios para establecer planes de manejo integrado de plagas.

El presente estudio también constituye una importante contribución hacia el desarrollo de un método de producción masiva de parasitoides de áfidos para su posible liberación en el campo, investigaciones posteriores o hasta la comercialización.

7. LITERATURA CITADA

Agbogba, B. C. & Powell, W. 2007. Effect of the Presence of a Nonhost Herbivore on the Response of the Aphid Parasitoid *Diaeretiella rapae* to Host-infested Cabbage Plants. J Chem Ecol 33: 2229-2235.

Amalin, D. M., Peña, J. E. & Duncan, R. E. 2005. Effects of host age, female parasitoid age, and host plant on parasitism of *Ceratogramma etiennei* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Florida Entomologist 88(1): 77-82.

Amini, B., Madadi, H., Desneux, N. & Lotfalizadeh, H. A. 2012. Impact of Irrigation Systems on Seasonal Occurrence of Brevicoryne brassicae and Its Parasitism by Diaeretiella rapae on Canola. J. Entomol. Res. Soc. 14(2): 15-26.

Andorno, A. V. 2012. Evaluación del sistema planta hospedera-huésped alternativo como estrategia para el control biológico de pulgones (Hemiptera: Aphididae) e sistemas de producción hortícola en cultivos protegidos. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Antolin, M. F., Bjorkstein, T. & Vaughn, T. T. 2006. Host related fitness trade-offs in a presumed generalist parasitoid, *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidade). Ecological Entomology 31: 242-254.

Batista, W. B. 2006. Dinámica de poblaciones, Capítulo 2 en M. van Esso (ed.), Ecología, Enseñanza con un Enfoque Novedoso, Editorial Facultad de Agronomía y Editorial Novedades Educativas, Buenos Aires, Argentina, pp. 29-47.

Bayhan, S. O., Ulusoy, M. R. & Bayhan, E. 2007. Is the parasitation rate of *Diaeretiella rapae* influenced when *Brevicoryne brassicae* feeds on *Brassica* plants? Phytoparasitica 32(2): 146-149.

Blande, J. D., Pickett, J. A. & Poppy, G. M. 2007. A Comparison of Semiochemically Mediated Interactions Involving Specialist and Generalist Brassica-feeding Aphids and the Braconid Parasitoid *Diaeretiella rapae*. J Chem Ecol 33: 767- 779.

Bradburne, R. P. & Mithen, R. 2000. Glucosinolate genetics and the attraction of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to *Brassica*. Proc. R. Soc. Lond. 267: 89-95.

Beckage, N. E. & Gelman, D. B. 2004. Wasp parasitoid disruption of host development: Implications for new biologically based strategies for insect control. Annu. Rev. Entomol. 49: 299-330.

Cevallos Ruiz, M. A. 2010. Proyecto de pre-factibilidad para la exportación de brócoli al mercado noruego periodo 2010-2019. Tesis de Ingeniería en Comercio Exterior e Integración, Universidad Tecnológica Equinoccial, Quito, Ecuador.

Clausen, C.P. 1978. Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds. A world review. Agriculture handbook No. 480, United States Dept. of Agriculture. Washington, D.C.

Costello, M. Altieri, M. 1995. Abundance, growth rate and parasitism of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) on broccoli grown in living mulches. Agriculture, Ecosystems and Environment 52: 187-196.

Chacón Castro, Y. & López, S. N. 2010. Biología de *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae), parasitoide del complejo *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae), en condiciones de laboratorio. Rev. Soc. Entomol. Argent. 69(1-2): 45-56.

Devi, P. B. & Singh, T. K. 2007. Studies on the morphometry of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). Entomological Research. 37: 81-85.

Digilio, M. C. Isidoro, M., Tremblay, E. & Pennacchio, F. 2000 (Abstract). Host castration by *Aphidius ervi* venom proteins. Journal of Insect Physiology 46(6): 1041-1050.

Duchovskienė, L. & Raudonis, L. 2008. Seasonal abundance of *Brevicoryne brassicae* L. and *Diaeretiella rapae* (M'Intonsh) under different cabbage growing systems. Ekologija 54(4): 260-264.

Duchovskienė, L., Starkutė, R. & Tamošiūnas, R. 2010. Abundance of cabbage aphid and their natural enemies in differently fertilized and covered with agro-film white cabbage. Sodininkystė ir Daržininkystė 29(4): 59-66.

Elliot, N. C., Reed, D. K., French, B. W. & Kindler, S. D. 1994. Aphid host effects on the biology of *Diaeretiella rapae*. Southwestern Entomologist 19(3): 279-284.

Fernández, C. & Nentwig, W. 1997. Quality control of the parasitoid *Aphidius colemani* (Hym., Aphidiidae) used for biological control in greenhouses. J. Appl. Ent. 121: 447-456.

Fox, L. R., Kester, K. M. & Eisenbach, J. 1996. Direct and indirect responses of parasitoids to plants: "sex ratio", plant quality and herbivore diet breadth. Entomologia Experimentalis et Applicata 80: 289-292.

Fuentes-Contreras, J. E., Powell, W., Wadhams, L. J., Pickett, J. A. & Niemeyer, H. M. 1996. Influence of wheat and oat cultivars on the development of the cereal aphid parasitoid *Aphidius ropalosiphi* and the generalist aphid parasitoid *Ephedrus plagiator*. Association of Applied Biologists 128: 181-187.

Futuyma, D. 2005. Evolution. Sinauer Associates, Massachusetts, U.S.A.

Geiger, F., Bianchi, F. J. J. A. & Wäckers, F. L. 2005. Winter ecology of the cabbage aphid Brevicoryne brassicae (L.) (Homo., Aphididae) and its parasitoid Diaeretiella rapae (McIntosh) (Hym., Braconidae: Aphidiidae). J. Appl. Entomol. 129(9-10): 563-566.

Girling, R. D., Hassall, M., Turner, J. G. & Poppy, M. 2006. Behavioral responses of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* to volatiles from *Arabidopsis thaliana* induced by *Myzus persicae*. Entomologia Experimentalis et Applicata 120: 1-9.

Guershon, M. & Gerling, D. 1999. Predatory behavior of *Delphastus pusillus* in relation to the phenotypic plasticity of *Bemisia tabaci* nymphs. Entomologia Experimentalis et Applicata 92: 239-248.

Guzmán, J. L., Rodríguez, F., Berenguel, M. Dormido, S. 2005. Laboratorio virtual para la enseñanza de control climático de invernaderos. Revista Iberoamericana de Automática e Informática Industrial 2(2): 82-92.

Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P. & Boivin, G. 2007. Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change pespective. Annual Review of Entomology 52:107-126.

Harvey, J. A. & Strand, M. R. 2002 (Abstract). The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. Ecology 83: 2439-2451.

Hendriks, K. 2009. Plant mediated effects of *Brassica oleracea* infested with *Brevicoryne brassicae* on the performance and behaviour of *Diaeretiella rapae*. Tesis, Wageningen University, Wageningen, Netherlands.

Jervis, M. A. 2005. Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective, Springer, Dordrecht, Netherlands.

Kant, R., Minor, M. A., Trewick, S. A. & Sandanayaca, W. R. M. 2011. Host selection for self-superparasitism by *Diaeretiella rapae* (M´Intosh)(Hymenoptera: Aphidiidae). New Zealand Plant Protection 64: 37-43.

Kant, R., Sandanayaka, W. M., He, X. Z. & Wang, Q. 2008. Effect of host age on searching and oviposition behaviour pf *Diaretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera: Aphidiinae). New Zealand Plant Protection 61: 355-361.

King, B. H. 1989. Host size-dependent sex ratios among parasitoid wasps: Does host growth matter? Oecologia 78: 420:426.

Koppert Biological Systems. Distribución. [en línea]. Koppert Ecuador Cia. Ltda. <http://www.koppert.es/distribucion/ecuador/> [Consulta: 2012-09-06].

Lankin, G., Lamborot, L. Araya, J. E. 1997. Método de crainza de *Diaeretiella rapae* (Mcintosh), parasitoide de *Brevicoryne brassicae* (L.). Bol. San. Veg. Plagas 23: 57-61.

Lavandero, B. L., Wratten, S. D., Didham, R. K. Gurr, G. 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A doubled-edge sward? Basic and Applied Ecology 7: 236-243.

Le Ralec A., Ribulé, A., Barragán, A. & Outreman, Y. 2011. Host range limitation caused by incomplete host regulation in an aphid parasitoid. Journal of Insect Physiology 2619: 1-9.

López, E. R., Van Driesche, R. G. & Elkinton, J. S. 1990. Rates of parasitism by *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) for cabbage aphids (Homoptera: Aphididae) in and outside of colonies: Why do they differ? Journal of the Kansas Entomological Society 63(1): 158-165.

Mageroy, J. H., Grepperud, E. J. & Jensen, K. H. 2011 (Abstract). Who benefits from reduced reproduction in parasitized hosts? An experimental test using the *Pasteuria ramose-Daphnia magna* system. Parasitology 138: 1910-1915.

MIPRO, 2012. MIPRO apuntala exportación de brócoli a Europa. [en línea]. www.comercioexterior.com.ec <http://comercioexterior.com.ec/qs/content/mipro-apuntala-exportaci%C3%B3n-de-br%C3%B3coli-europa> [Consulta: 2012-11-06].

Morales, C. M., Lewis, W. J. &Tumlinson, J. H. 2000. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. An. Soc. Entomol. Brasil 29(2): 189-203.

Muñiz Reyes, E., Lomelí Flores, R. & Sánchez Escudero, J. 2011. Parasitoides nativos de *Rhagoletis pomonella* Walsh (Diptera: Tephritidae) en tejocote *Crataegus* spp. en el centro de México. Acta Zool. Mex. 27(2): 425-440.

Nájera Rincón, M. B. & Souza, B. 2010. Insectos Benéficos. Guía para su identificación. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Michoacán, México.

Oliver, K. M., Noge, K., Huang, E. M., Campos, J. M. Becerra, J. X. & Hunter, M. S. 2012. Parasitic wasps responses to symbiont-based defense in aphids. BioMedCentral Biology 10 (11): 1-10.

Oliver, K. M., Russel, J. A., Moran, N. A. & Hunter, M. S. 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. PNAS 100(4): 1803-1807.

Petermann, J. S., Müler, C. B., Weigelt, A., Weisser, W. W. Schmid, B. 2010. Effect of plant species loss on aphid-parasitoid communities. Journal of Animal Ecology 79: 709-720.

Poorani, J. 2007. *Brevicoryne brassicae* (L.). [en línea]. Aphids of Karnataka. (ver. 1.0)(13-04-2012) < http://aphid.aphidnet.org/Brevicoryne_brassicae.php> [Consulta: 2012-09-10].

Qayyum, A. 2000. Comparison of some fitness parameters of two aphis parasitoids *Diaeretiella rapae* (McIntosh) and *Aphidius colemani* (Viereck) (Braconidae: Hymenoptera). Pakistan J. Agric. Res. 16(2): 157-162.

Reyes Vargas, E. V. 2009. Ciclo biológico y cría de (*Aphidius colemani*) parasitoide de adultos del pulgón harinoso (*Brevicoryne brassicae*), plaga del brócoli. Tesis de Ingeniería Agrónoma, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Riobamaba, Ecuador.

Sampaio, M. V., Bueno, V. & De Conti, B. F. 2008. The effect of the quality and size of host aphid species on the biological characteristics of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). Eur. J. Entomol. 105: 489-494.

Sánchez Otero, J. 2010. Introducción al Diseño Experimental. Innovación Digital, Quito, Ecuador.

Sequeira, R. & Mackauer, M. 1992. Nutritional ecology of an insect host-parasitoid association: the pea aphid-*Aphidius ervi* system. The Ecological Society of America 73(1): 183-189.

Seyahooei, M. A., Van Alphen, J. J. & Kraaijeveld, K. 2011 (Abstract). Metabolic rate affects adult lifespan independently of developmental rate in parasitoid wasps. Biological Journal of the Linnean Society 103: 45-56.

Starý, P., Sampaio, M. V. & Paes Bueno, V. H. 2007. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. Revista Brasileira de Entomologia 51(1): 107-118.

Stevens, P. F. 2001. Brassicales. [en línea]. Angiosperm Phylogeny Website. (Ver. 9 18 Dic 2011). <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. [Consulta: 2011-12-27].

Terán, P. G. 2011. Influencia de la planta hospedera sobre la morfología y algunos aspectos fisiológicos del áfido ceniciento de la col *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Tizado, E. J. & Núñez Pérez, E. 1991. Aportación al conocimiento en España de los parasitoides de pulgones de la subfamilia Aphidiinae (Hym. Braconidae). Bol. San. Veg. Plagas 17: 545-554.

Tylianakis, J. M. 2002. Ecological enhancement o fan aphid parasitoid. Tesis de Masterado, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.

Vasicek, A., LaRossa, F., Paglioni, A. & Fostel, L. 2001. Incremento poblacional de *Myzus persicae* (Sulzer) sobre tres crucíferas hortícolas en laboratorio. Universidad Nacional de la Plata. Agric. Téc. 63(1): 10-14.

Vaz, L., Tavares, M. T. & Lomonaco, C. 2004. Diversidade e tamanho de Himenópteros parasitoides de *Brevicoryne brassicae* L. e *Aphis nerii* Boyer de Fonscolombe (Hemiptera: Aphididae). Neotropical entomology 33(2): 225-230.

Wratten, S., Berndt, L., Gurr, G., Tylianakis, J., Fernando, P. & Didham, R. 2003. Adding floral diversity to enhance parasitoid fitness and efficacy. International Symposium of Biological Control of Arthropods 211-214.

Zhang, J. H., Gu, L. Q. & Wang, C. Z. 2010. Superparasitism behavior and host discrimination of *Campoletis chlorideae* (Ichneumonidae: Hymenoptera) toward *Mythimna separata* (Noctuidae: Lepidoptera). Environmental Entomology 39: 1249-1254.

Zhang, W. Q. & Hassan, S. A. 2003. Use of the parasitoid *Diaeretiella rapae* (McIntoch) to control the cabbage aphid Brevicoryne brassicae (L.). J. Appl. Ent. 127: 522- 526.

8. FIGURAS

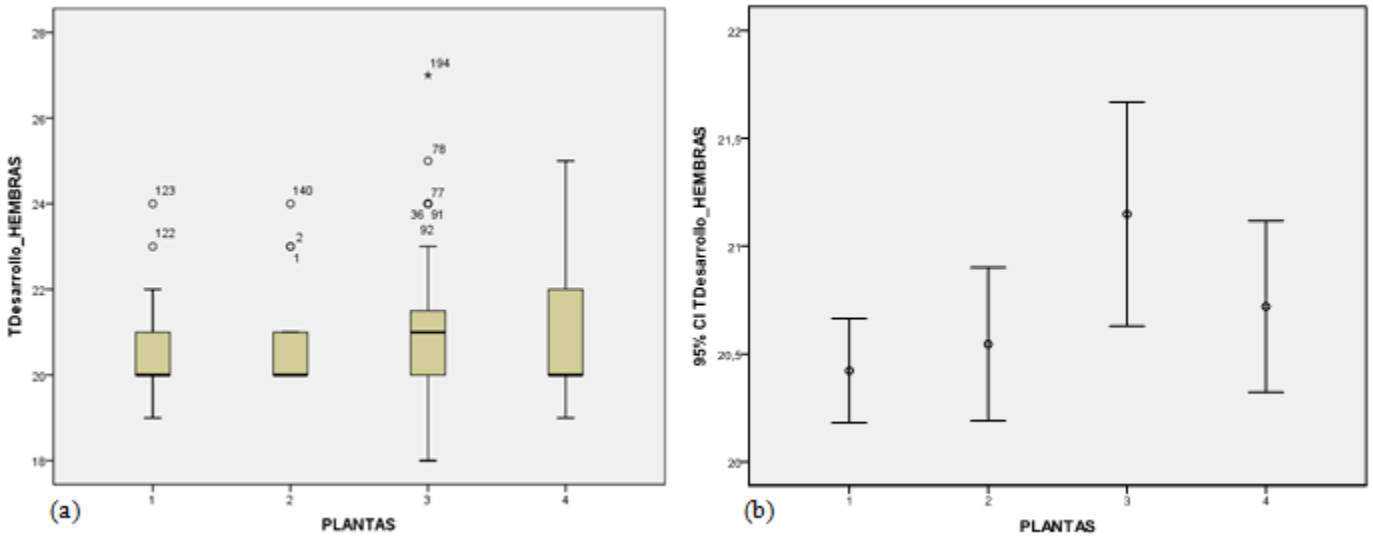


Figura 1. Variable: Tiempo de desarrollo en hembras. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 1, 2 y 3) **(a)**. Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

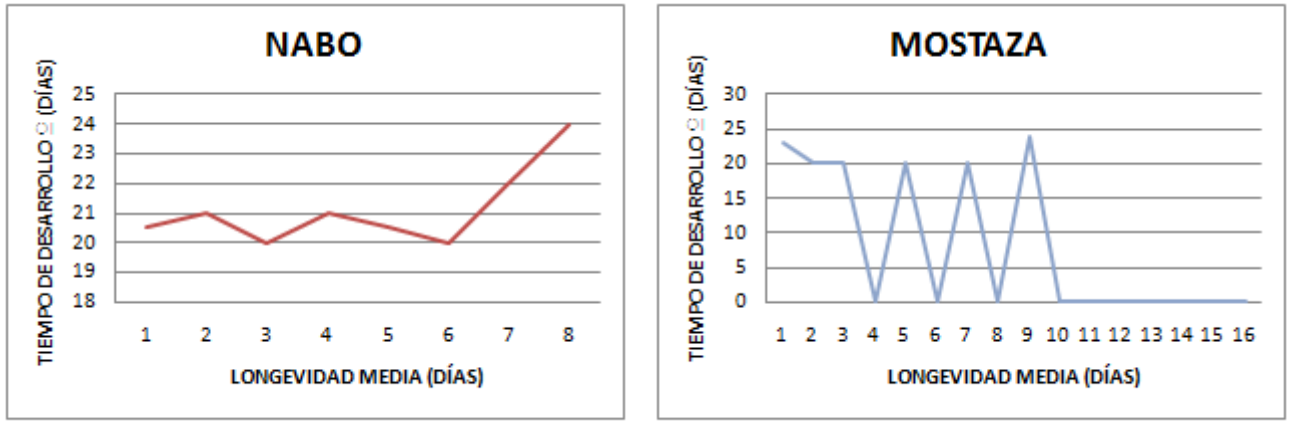


Figura 2. Gráfico de la tendencia relacionando las variables tiempo de desarrollo en hembras y longevidad media de las avispas para el control nabo (a) y el tratamiento mostaza (b). Cada dato en los dos ejes representa la media de las medidas de cada variable tomadas en cada día.

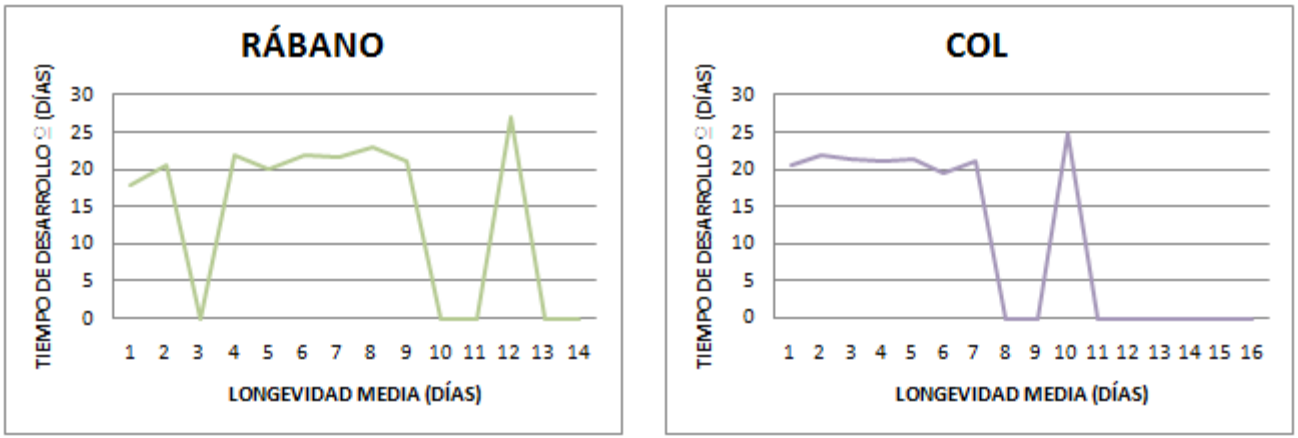


Figura 3. Gráfico de la tendencia relacionando las variables tiempo de desarrollo en hembras y longevidad media de las avispas para el tratamiento rábano (a) y el tratamiento col (b) . Cada dato en los dos ejes representa la media de las medidas de cada variable tomadas en cada día.

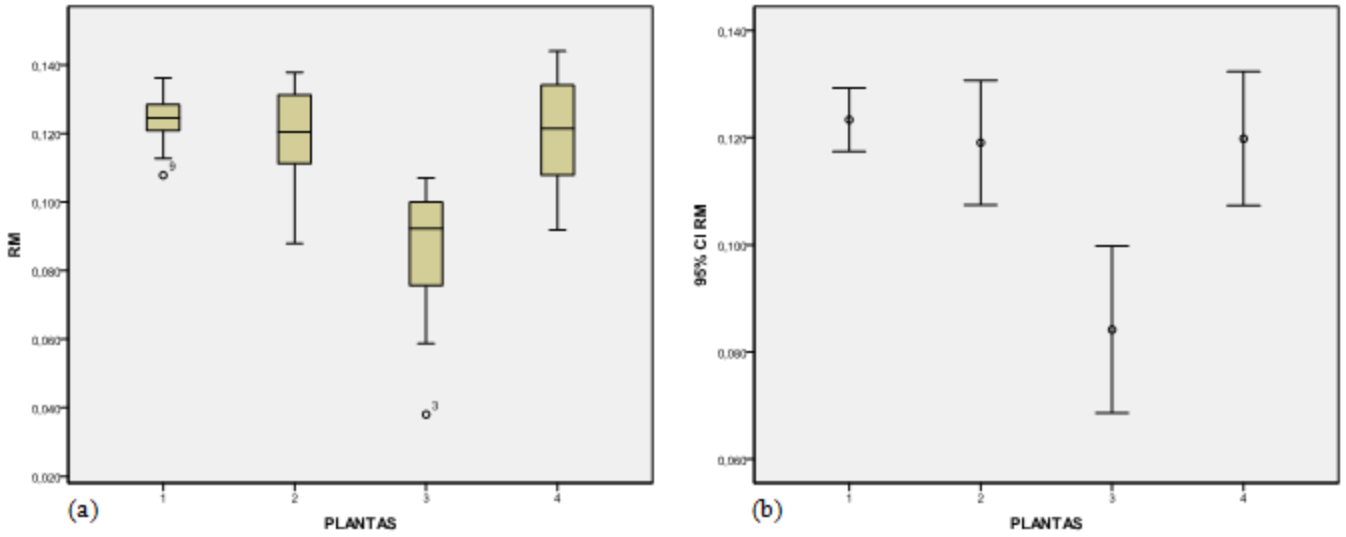


Figura 4. Variable: Tasa de crecimiento intrínseco poblacional de áfidos. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 1 y 3) **(a).** Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

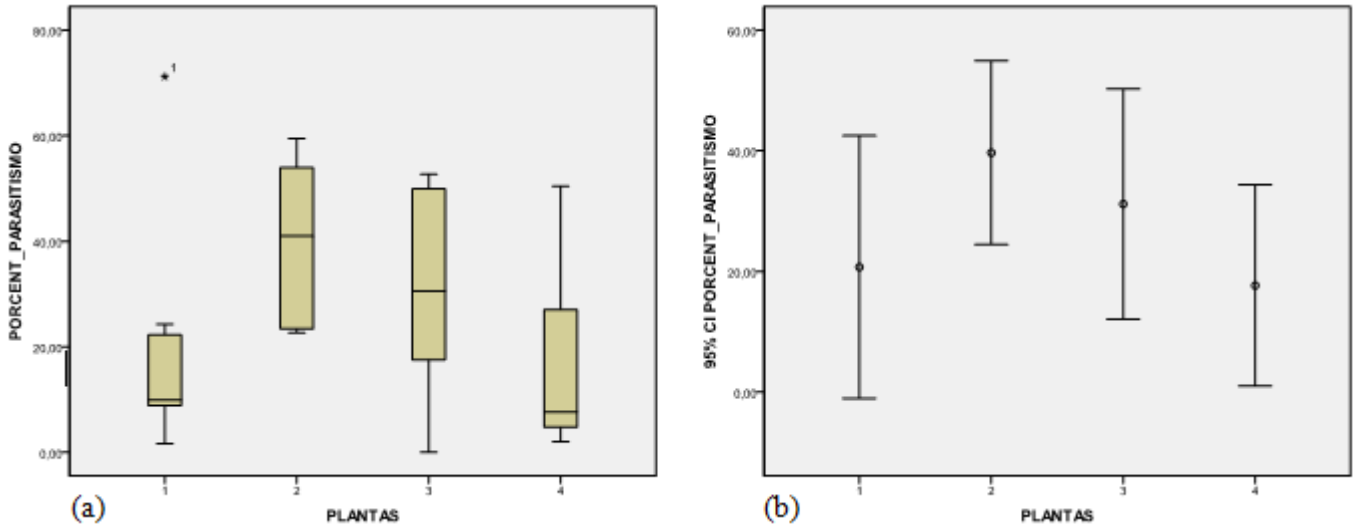


Figura 5. Variable: Porcentaje de parasitismo. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 1) **(a).** Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

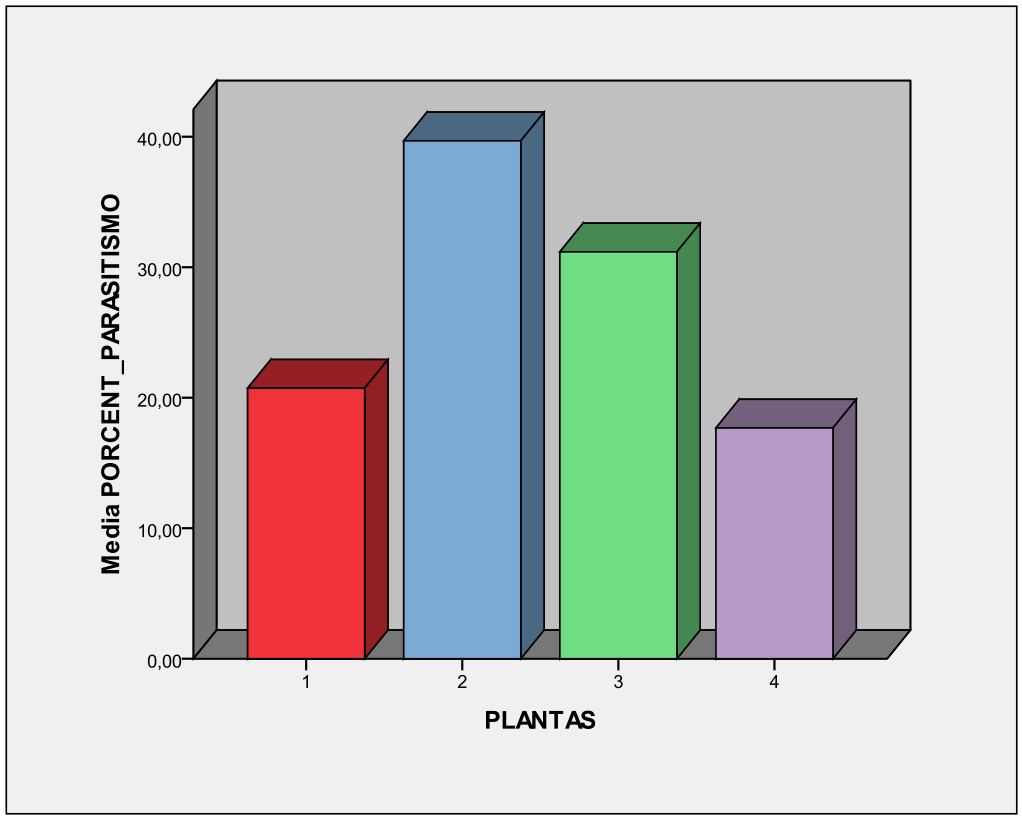


Figura 6. Gráfico de barras para la variable porcentaje de parasitismo. La longitud de las barras representa el valor de la media en cada planta. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

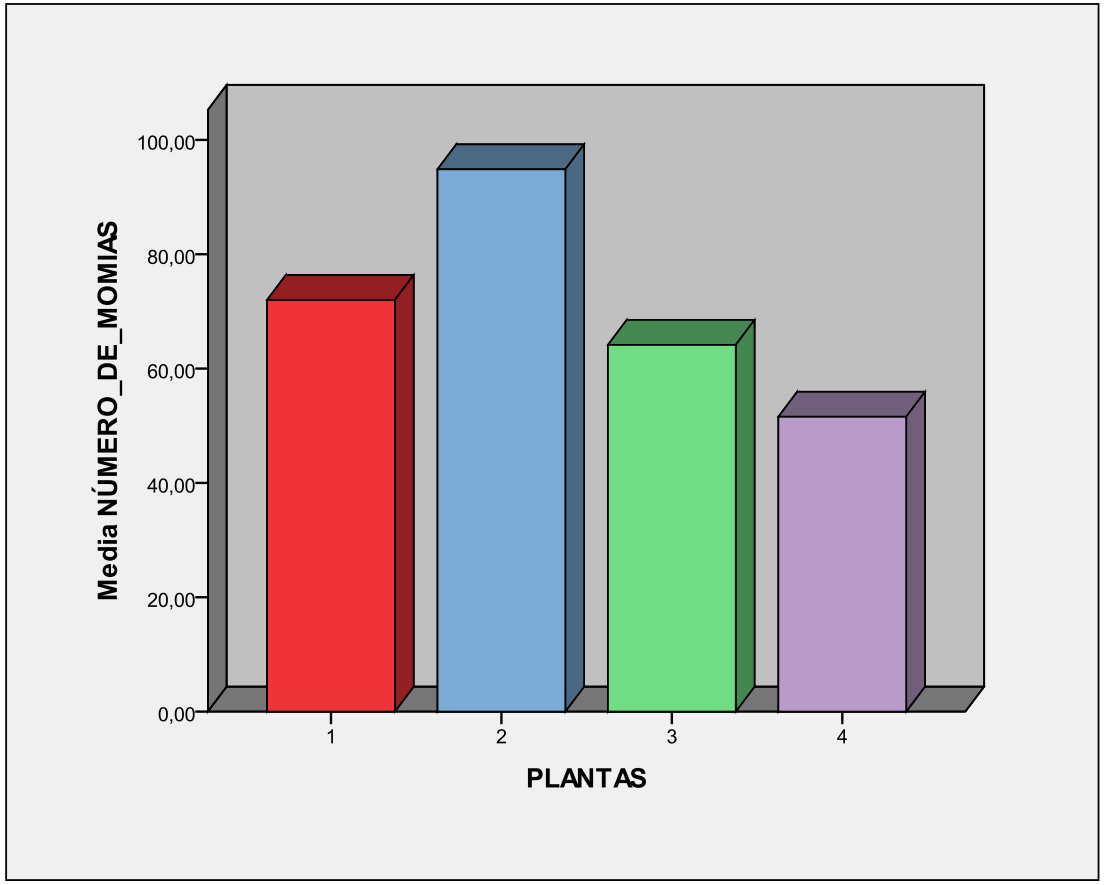


Figura 7. Gráfico de barras para la media de número de momias. La longitud de las barras representa el valor de la media en cada planta. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

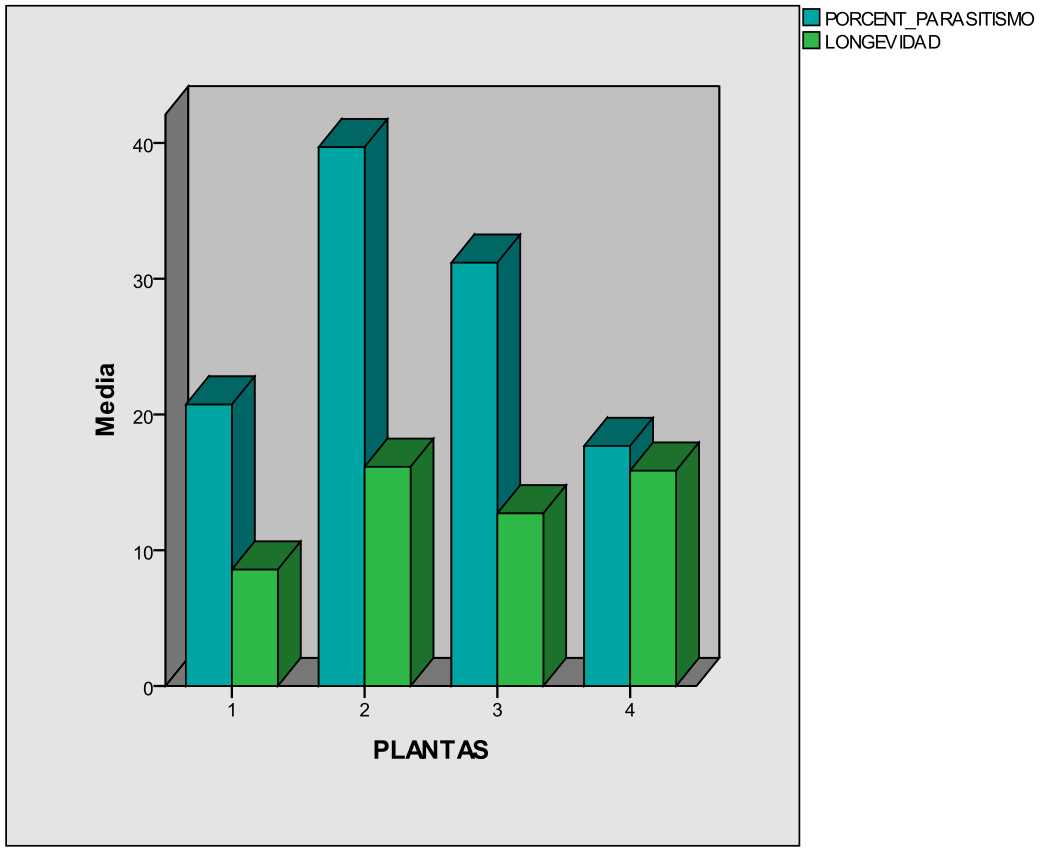


Figura 8. Gráfico de barras agrupadas para las variables porcentaje de parasitismo y longevidad. La longitud de las barras representa el valor de la media en cada planta. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

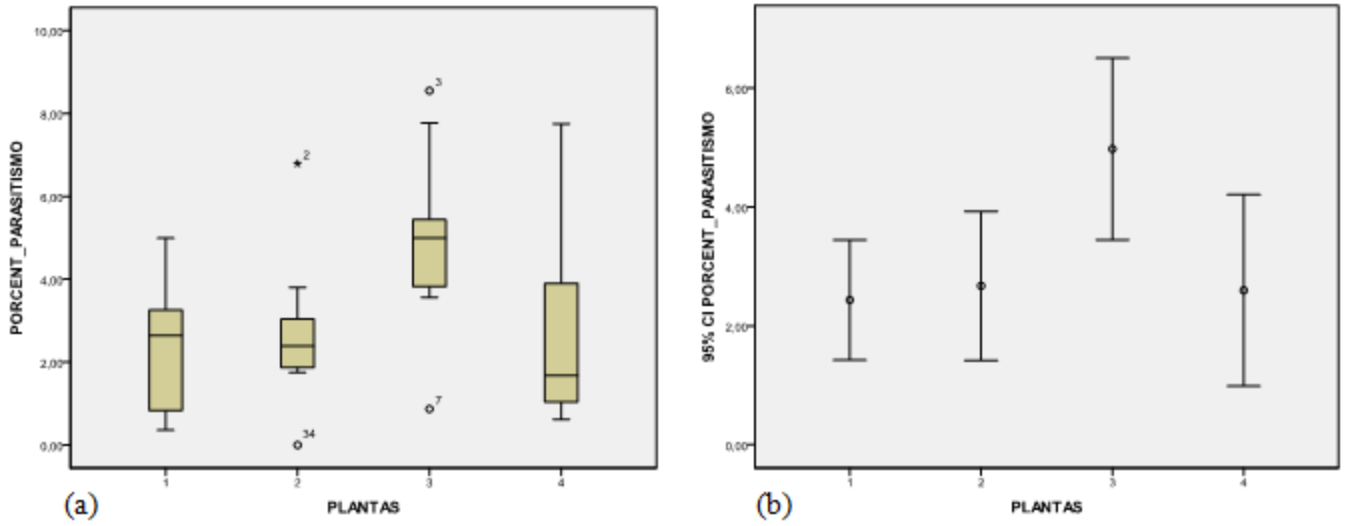


Figura 9. Variable: Porcentaje de parasitismo (Ensayo 1). Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 2 y 3) **(a).** Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

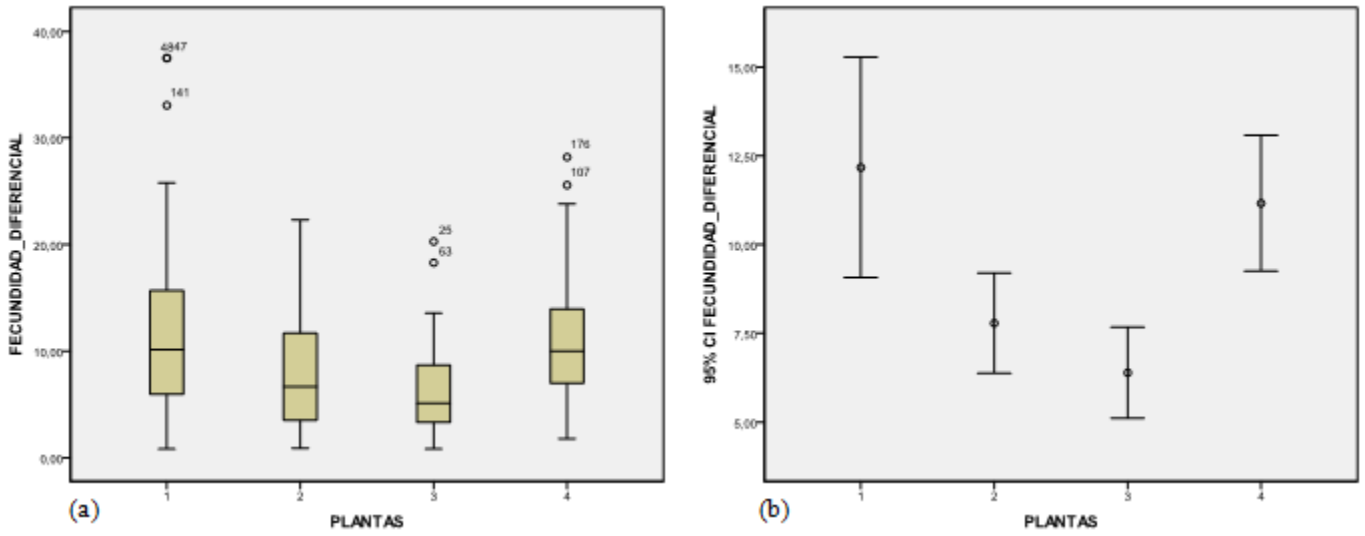


Figura 10. Variable: Fecundidad diferencial. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 1, 3 y 4) **(a**). Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

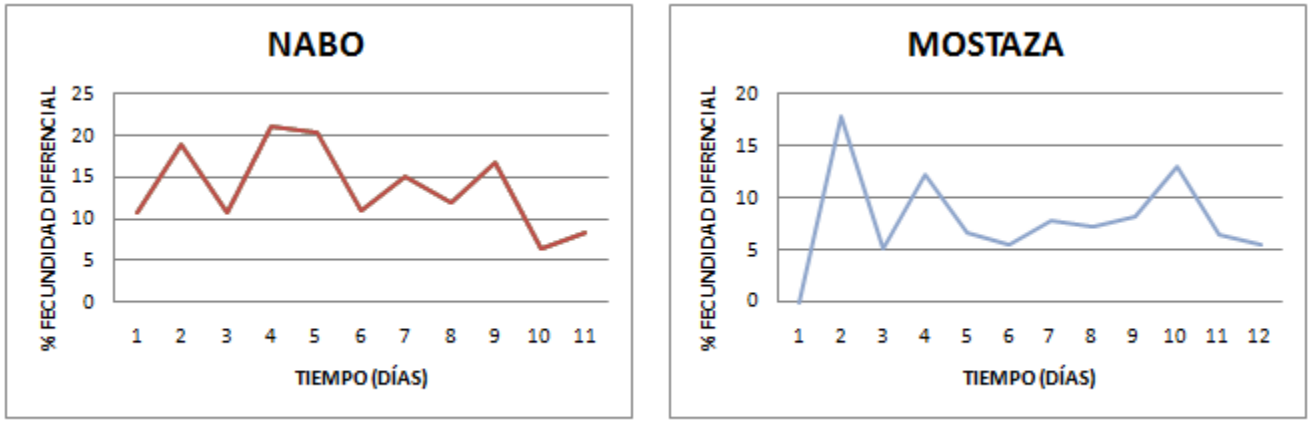


Figura 11. Gráfico de la tendencia relacionando la variable fecundidad diferencial en hembras con respecto al tiempo en días para el control nabo (a) y para el tratamiento mostaza (b). Cada dato del eje Y representa la media de las medidas tomadas cada día.

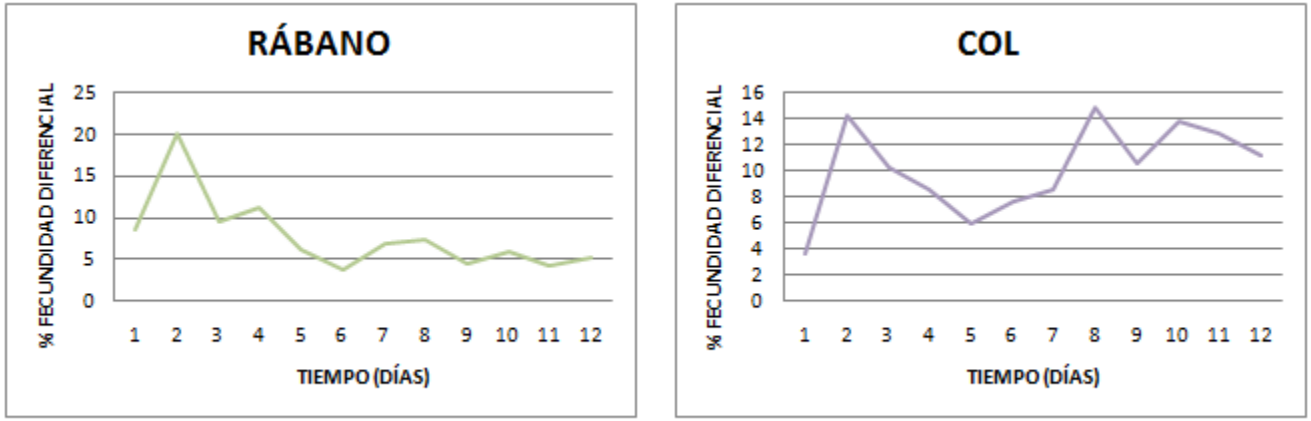


Figura 12. Gráfico de la tendencia relacionando la variable fecundidad diferencial en hembras y tiempo para el tratamiento rábano (a) y para el tratamiento col (b). Cada dato en el eje Y representa la media de las medidas tomadas cada día.

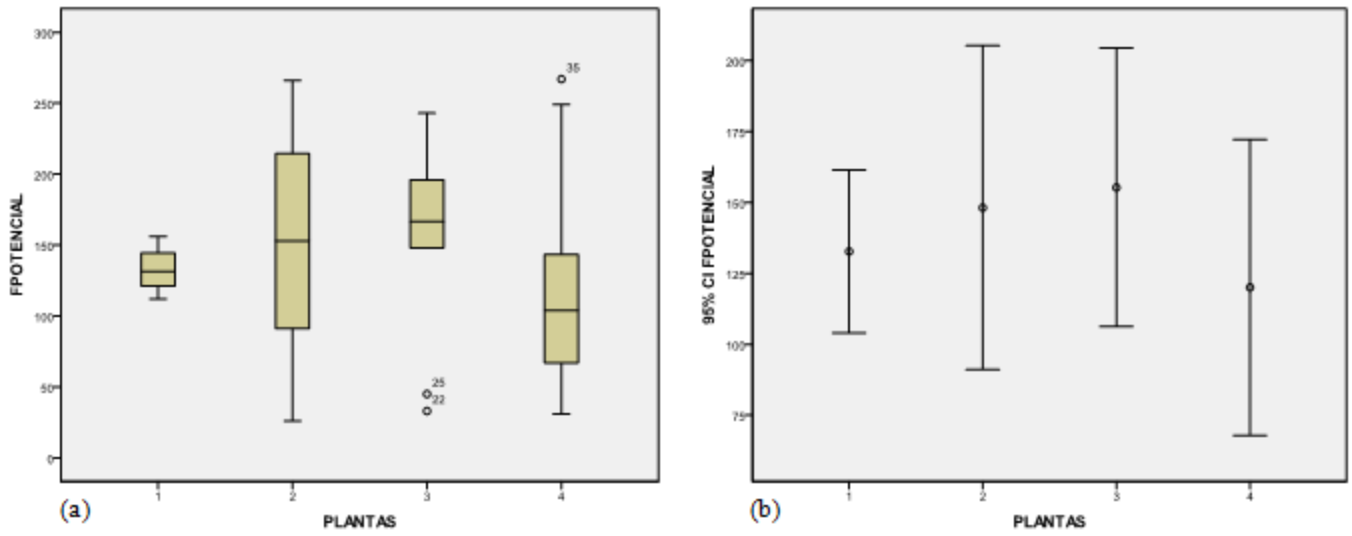


Figura 13. Variable: Fecundidad potencial. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 3 y 4) **(a)**. Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

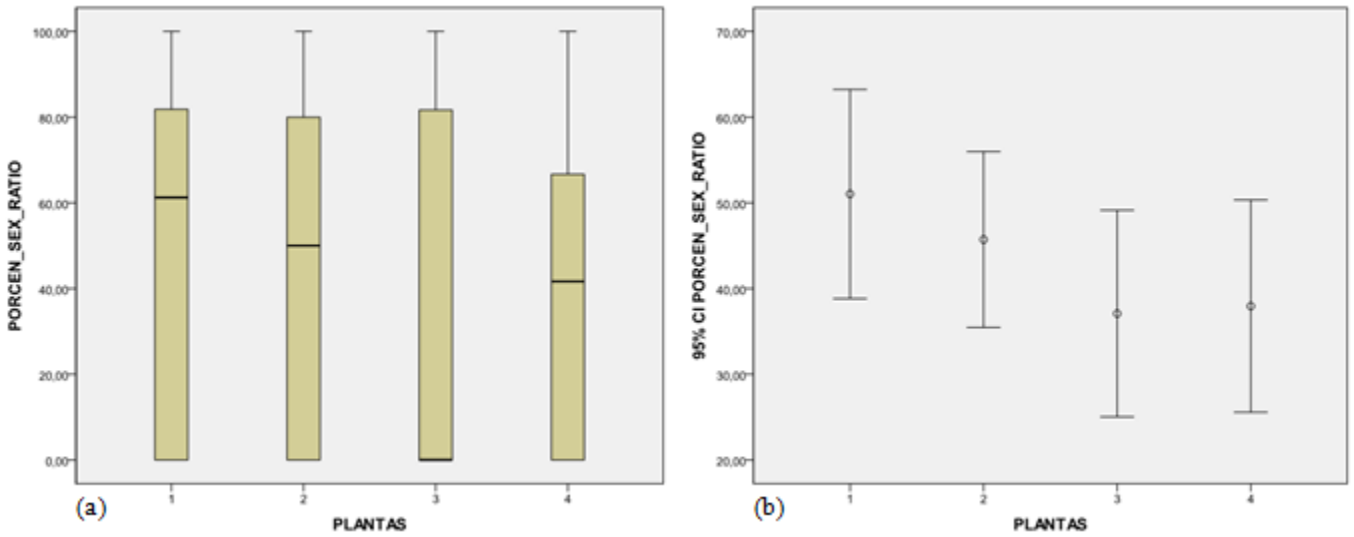


Figura 14. Variable: "Sex Ratio". Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) **(a)**. Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1(nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

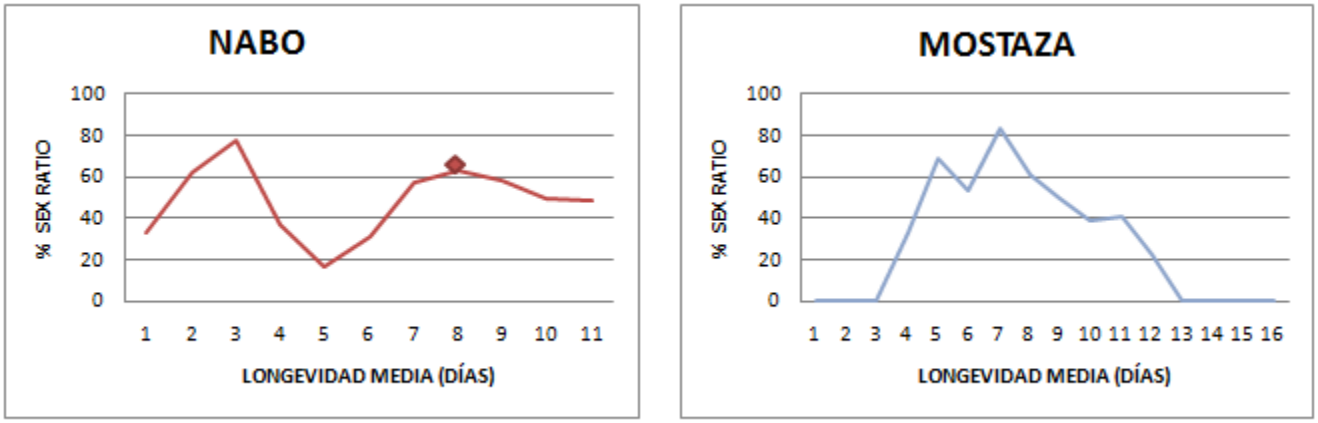


Figura 15. Gráfico de la tendencia relacionando las variables "sex ratio" y longevidad media de las avispas para el control nabo (a) y para el tratamiento mostaza (b). Cada dato en los dos ejes representa la media de las medidas de cada variable tomadas en cada día. El rombo representa la edad media que alcanzaron las avispas adultas en nabo. El último dato del eje x en (b) representa la edad media que alcanzaron las avispas adultas en mostaza.

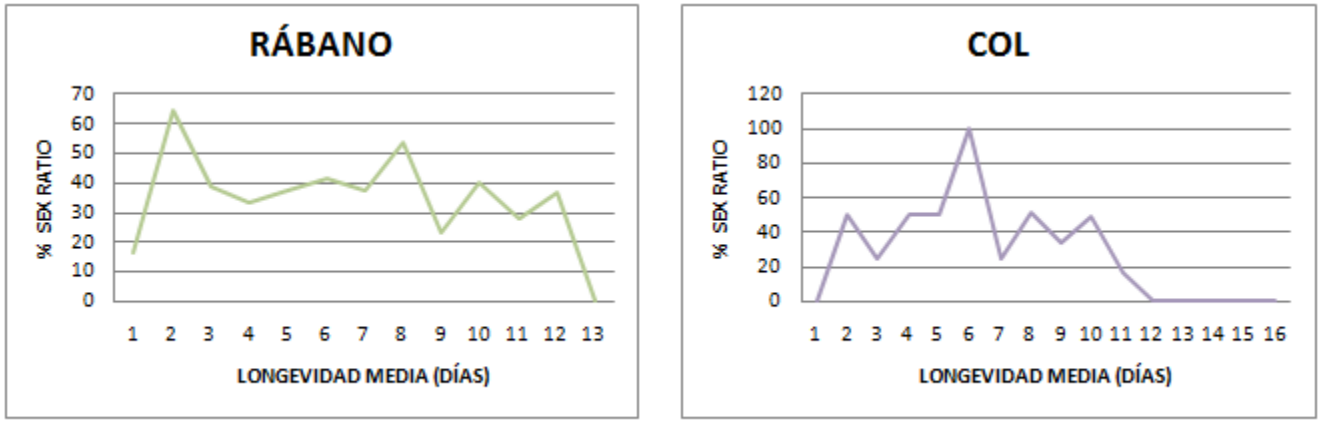


Figura 16. Gráfico de la tendencia relacionando las variables "sex ratio" y longevidad media de las avispas para el tratamiento rábano (a) y para el tratamiento col (b). Cada dato en los dos ejes representa la media de las medidas de cada variable tomadas en cada día. El último dato del eje x representa la edad media que alcanzaron las avispas adultas en cada planta.

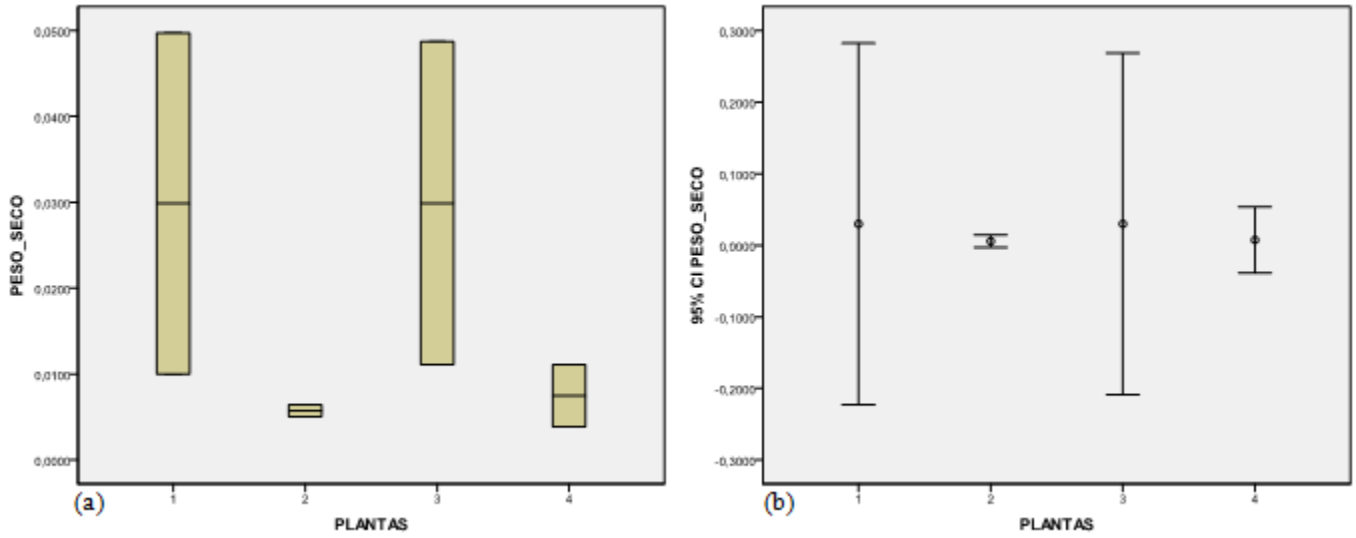


Figura 17. Variable: Peso seco de avispas hembras. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) **(a)**. Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

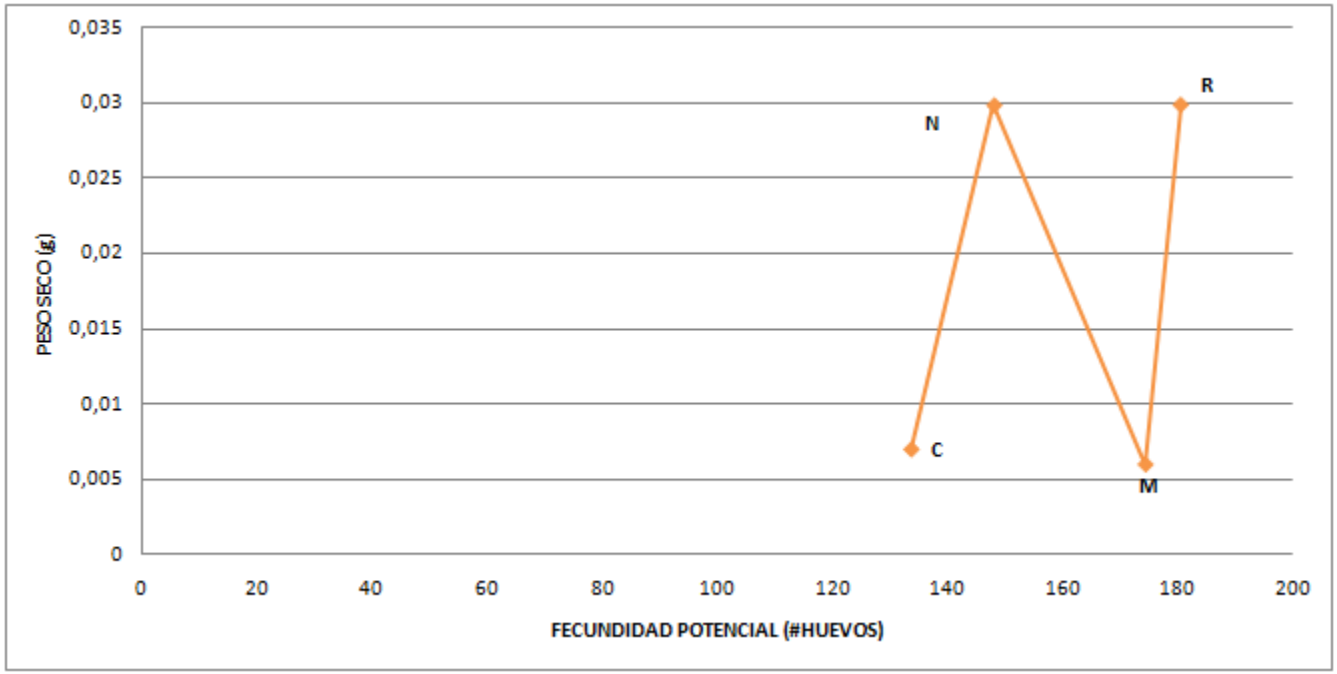


Figura 18. Gráfico de la tendencia relacionando las variables peso seco y fecundidad potencial de las avispas hembras para nabo (N), mostaza (M), rábano (R) y col (C). Cada dato en los dos ejes representa la media de las medidas de cada variable en cada planta.

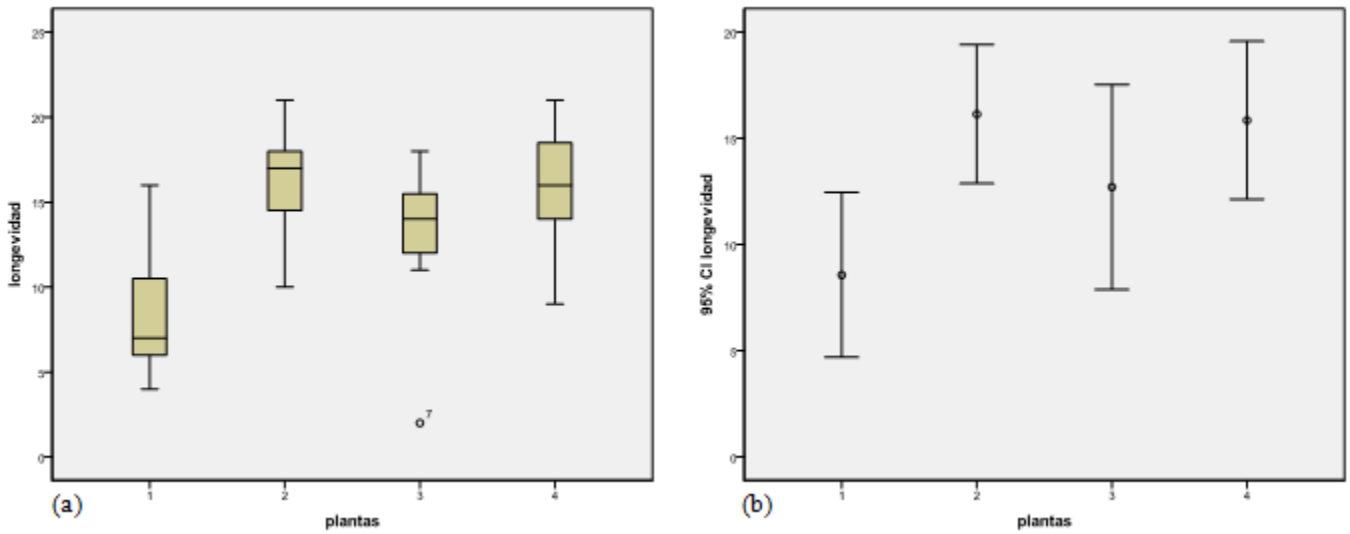


Figura 19. Variable: Longevidad. Gráfico de caja. Plantas diferenciadas por sus medianas (línea central de la caja), con sus rangos intercuartil (variación de los datos) y datos atípicos (en 3) **(a)**. Gráfico de barras del error. Plantas diferenciadas por sus medias (punto central) y los límites del intervalo de confianza de 95%. La longitud de la barra del error indica la cantidad de errores típicos dentro de cada planta **(b)**. Plantas: 1 (nabo); 2 (mostaza); 3 (rábano); 4 (col).

9. TABLAS

Tabla 1. Esquema del ANOVA para las variables: Tiempo de desarrollo en machos (TD♂); tiempo de desarrollo en hembras (TD♀); tasa intrínseca de crecimiento poblacional (RM); porcentaje de parasitismo (%P); porcentaje de parasitismo del ensayo 1 (%P(E1)); fecundidad diferencial (FD); fecundidad potencial (FP); "sex-ratio" (SR); proporción de machos (P♂); peso seco (PS) y longevidad (L). Grados de libertad (g.l.); suma de cuadrados (SC); cuadrado medio (CM); frecuencia (*f*); significación (Sig.%95).

Variable	**Fuente**	**g.l.**	**SC**	**CM**	***f***	**Sig.**	
TD♂	Plantas	3	7,897	2,632	1,936	0,150	N.S.
TD♀	Plantas	3	4,912	1,637	0,497	0,689	N.S.
RM	Plantas	3	0,010	0,003	14,346	0,000	**
%P	Plantas	3	2129,077	709,692	2,589	0,085	N.S.
%P(E1)	Plantas	3	43,772	14,591	4,016	0,017	*
FD	Plantas	3	1310,115	436,705	5,289	0,008	**
FP	Plantas	3	7646,910	2548,970	0,464	0,710	N.S.
SR	Plantas	3	1857,953	619,318	0,103	0,957	N.S.
P♂	Plantas	3	1857,953	619,318	0,103	0,957	N.S.
PS	Plantas	3	0,001	0,000	1,164	0,452	N.S.
L	Plantas	3	261,250	87,083	5,359	0,008	**

Tabla 2. Medias de las variables para los tratamientos y el control nabo. Tiempo de desarrollo en machos (TD♂); tiempo de desarrollo en hembras (TD♀); tasa intrínseca de crecimiento poblacional (RM); porcentaje de parasitismo (%P); porcentaje de parasitismo del ensayo 1 (%P(E1)); fecundidad diferencial (FD); fecundidad potencial (FP); "sex-ratio" (SR); proporción de machos (P♂); peso seco (PS) y longevidad (L).

Variables	**Nabo**	**Mostaza**	**Rábano**	**Col**
TD♂	20,460 días	20,117 días	20,923 días	20,625 días
TD♀	20,587 días	20,833 días	21,133 días	20,924 días
RM	0,123 áfidos/tiempo	0,119 áfidos/tiempo	0,084 áfidos/tiempo	0,120 áfidos/tiempo
%P	20,730 %	39,687 %	31,177 %	17,681 %
%P(E1)	2,435%	2,673%	4,976%	2,597%
FD	13,251 eclosionados/momias	7,486 eclosionados/momias	6,475 eclosionados/momias	12,009 eclosionados/momias
FP	132,75 huevos	148,18 huevos	155,30 huevos	120,09 huevos
SR	51,037 hembras/eclosionados	45,720 hembras/eclosionados	37,822 hembras/eclosionados	37,951 hembras/eclosionados
P♂	48,963 machos/eclosionados	54,280 machos/eclosionados	62,919 machos/eclosionados	62,049 machos/eclosionados
PS	0,030 g	0,006 g	0,030 g	0,007 g
L	8,571 días	16,143 días	12,714 días	15,857 días

Tabla 3. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable tiempo de desarrollo TD en hembras.

Tratamientos	Nabo	Mostaza	Rábano	Col
Nabo (control)	-----	0,948 N.S.	0,002 **	0,435 N.S.
Mostaza	0,948 N.S.	-----	0,066 N.S.	0,886 N.S.
Rábano	0,002 **	0,066 N.S.	-----	0,201 N.S.
Col	0,435 N.S.	0,886 N.S.	0,201 N.S.	-----

Tabla 4. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable tiempo de desarrollo en hembras.

		Subconjuntos	
Plantas	**N**	**1**	**2**
Nabo	71	20,587	
Mostaza	33	20,833	
Col	50	20,924	20,924
Rábano	47		21,133

Tabla 5. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable tasa de crecimiento intrínseco de la población de áfidos.

Tratamientos	**Nabo**	**Mostaza**	**Rábano**	**Col**
Nabo (control)	-----	0,924 N.S.	0,000 **	0,955 N.S.
Mostaza	0,924 N.S.	-----	0,000 **	1,000 N.S.
Rábano	0,000 **	0,000 **	-----	0,000 **
Col	0,955 N.S.	1,000 N.S.	0,000 **	-----

Tabla 6. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable tasa de crecimiento intrínseco de la población de áfidos.

		Subconjuntos	
Plantas	**N**	**1**	**2**
Rábano	10	0,8413	
Mostaza	10		0,11908
Col	10		0,11982
Nabo	10		0,12336

Tabla 7. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable porcentaje de parasitismo (Ensayo 1).

Tratamientos	Nabo	Mostaza	Rábano	Col
Nabo (control)	-----	0,992 N.S.	0,026 *	0,991 N.S.
Mostaza	0,992 N.S.	-----	0,050 *	1,000 N.S.
Rábano	0,026 *	0,050 *	-----	0,050 *
Col	0,991 N.S.	1,000 N.S.	0,050 *	-----

Tabla 8. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable porcentaje de parasitismo (Ensayo 1).

		Subconjuntos	
Plantas	**N**	**1**	**2**
Nabo	10	2,515	
Mostaza	10	2,777	2,777
Col	10	2,781	2,781
Rábano	10		5,285

Tabla 9. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable fecundidad diferencial.

Tratamientos	Nabo	Mostaza	Rábano	Col
Nabo (control)	-----	0,003 **	0,000 **	0,874 N.S.
Mostaza	0,003 **	-----	0,618 N.S.	0,029 *
Rábano	0,000 **	0,618 N.S.	-----	0,001 **
Col	0,874 N.S.	0,029 *	0,001 **	-----

Tabla 10. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable fecundidad diferencial.

		Subconjuntos	
Plantas	**N**	**1**	**2**
Rábano	50	6,475	
Mostaza	59	7,486	
Col	42		12,009
Nabo	38		13,251

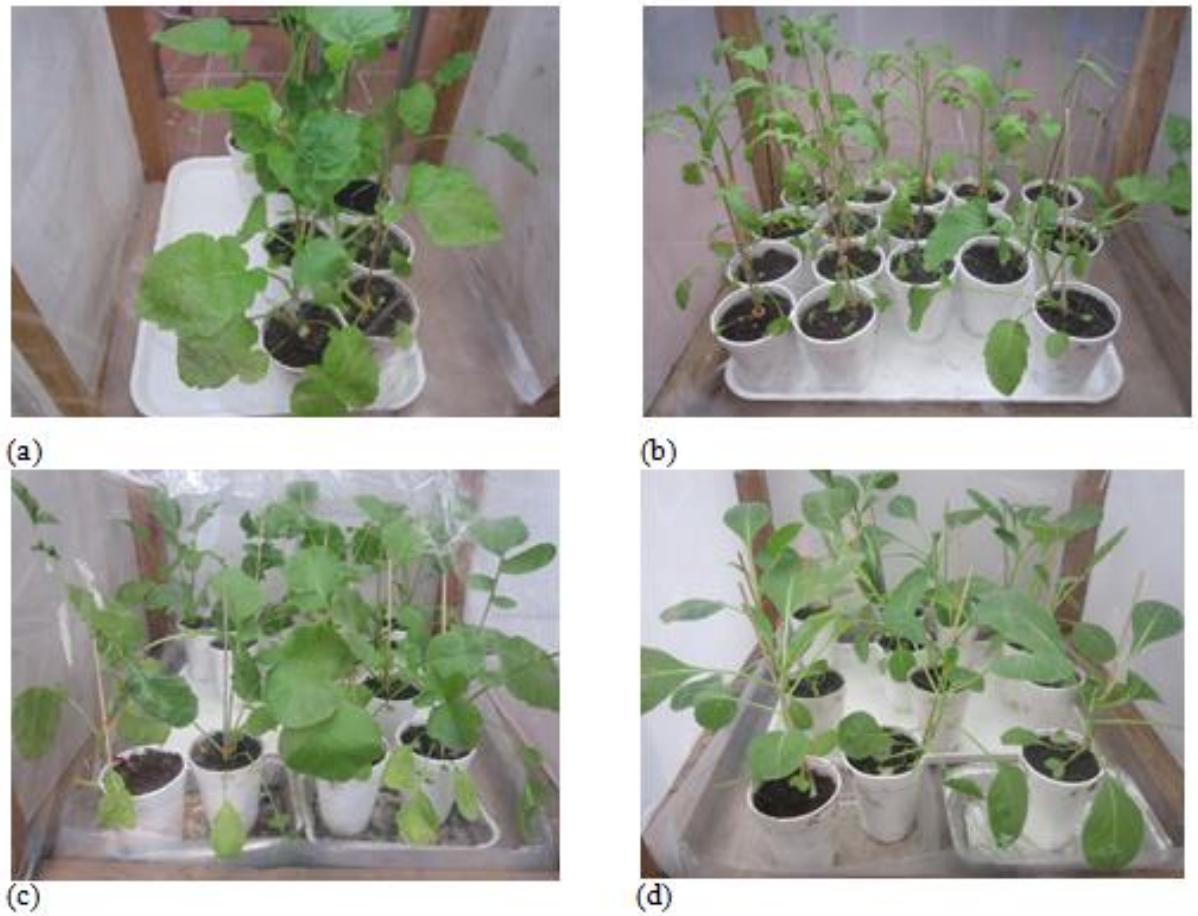
Tabla 11. Análisis Post Hoc de comparaciones múltiples entre nabo, mostaza, rábano y col para la variable longevidad.

Tratamientos	Nabo	Mostaza	Rábano	Col
Nabo (control)	-----	0,012 *	0,254 N.S.	0,016 *
Mostaza	0,012 *	-----	0,408 N.S.	0,999 N.S.
Rábano	0,254 N.S.	0,408 N.S.	-----	0,481 N.S.
Col	0,016 *	0,999 N.S.	0,481 N.S.	-----

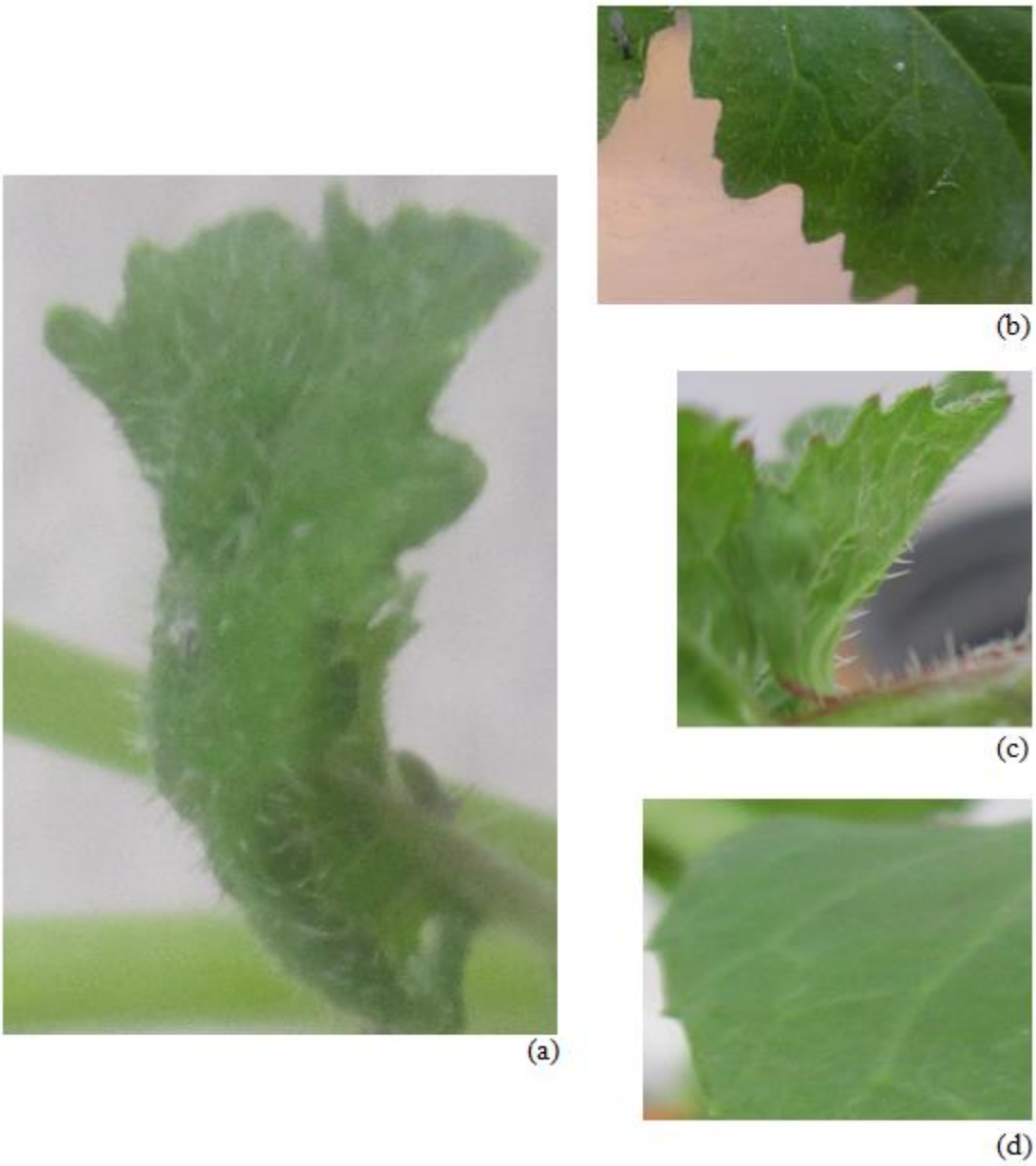
Tabla 12. Prueba de significación de Tuckey con las medias los tratamientos de la variable longevidad

		Subconjuntos	
Plantas	**N**	**1**	**2**
Nabo	7	8,571	
Rábano	7	12,714	12,714
Col	7		15,857
Mostaza	7		16,146

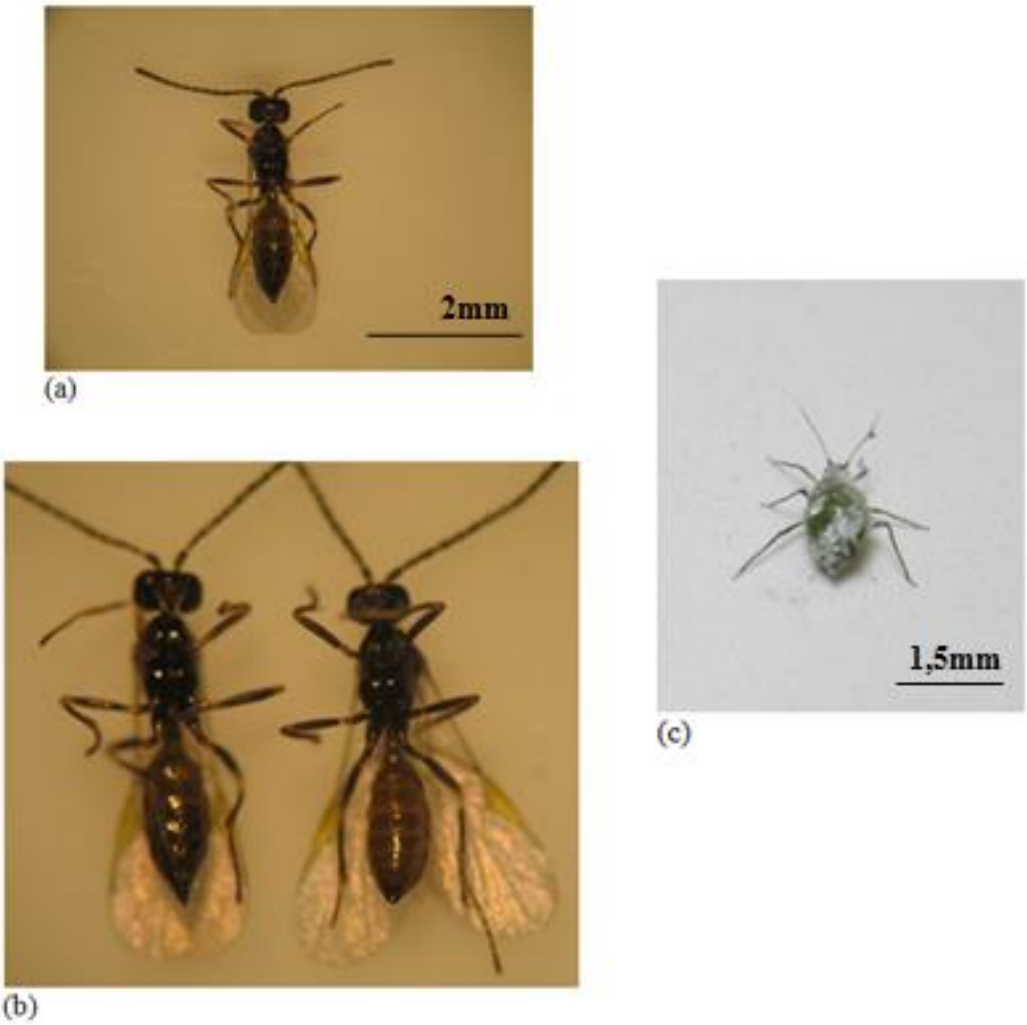
10. ANEXOS



Anexo 1. Plantas hospederas utilizadas den el estudio: (a) *Brassica napus* (nabo); (b) *Brassica nigra*(mostaza); (c) *Raphanus sativus* (rábano); (d) *Brassica oleracea* (col).



Anexo 2. Superficie de las hojas de las plantas hospederas: (a) *Brassica napus* (nabo); (b) *Brassica nigra*(mostaza); (c) *Raphanus sativus* (rábano); (d) *Brassica oleracea* (col).



Anexo 3. Actores del control biológico**.** Microavispa parasitoide (hembra) *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera: Aphidiidae). La avispa mide aprox. 2mm (a). Diferenciación de los sexos: la hembra (izquierda) tiene un muy definido ovipositor que termina en punta hacia la parte distal del abdomen; el macho (derecha) presenta una forma más aplanada en la parte en la parte más distal del abdomen (b). Pulgón ceniciento de la col *Brevicoryne brassicae*. El áfido mide 1,5mm aprox. (c).



Anexo 4. Área de Experimentación. Cajas de plexiglás conteniendo a las líneas clonales de áfidos en cada tipo de planta (fondo) y frascos conteniendo plantas infestadas y la presencia del parasitoide (adelante).



(a)



(c)



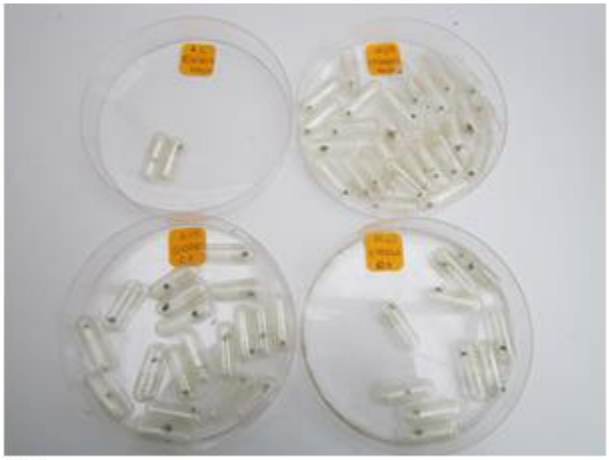
(b)

Anexo 5. Métodos utilizados para el establecimiento y mantenimiento de la colonia de avispas. Cría masiva de avispas en nabo para el ensayo 1 (a). Alimentación con cuadrados de papel embebidos en solución de agua y azúcar (b). Plantas sumamente infestadas y parasitadas se removían por nuevas, colectando antes las momias.

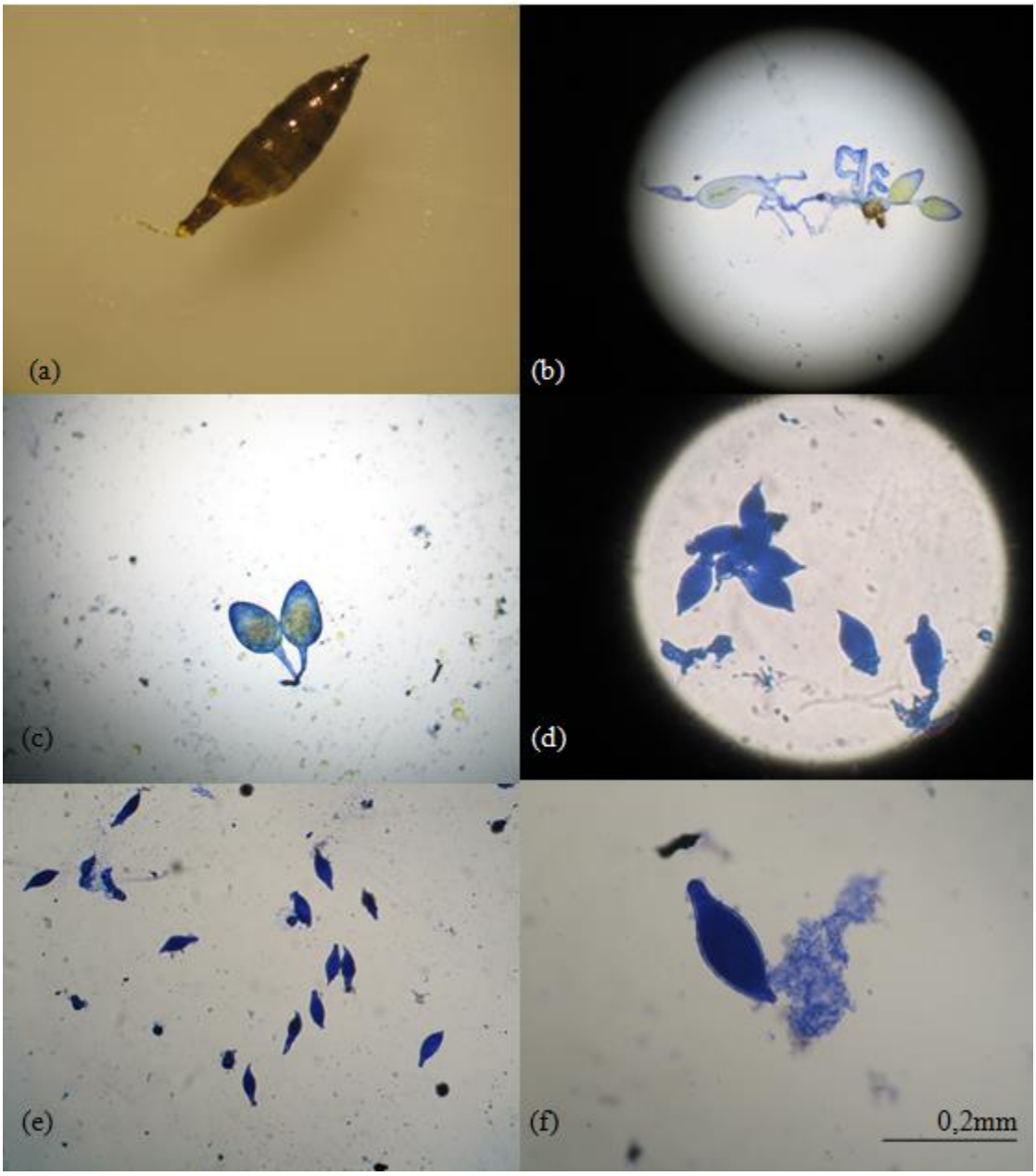

(a)


(b)

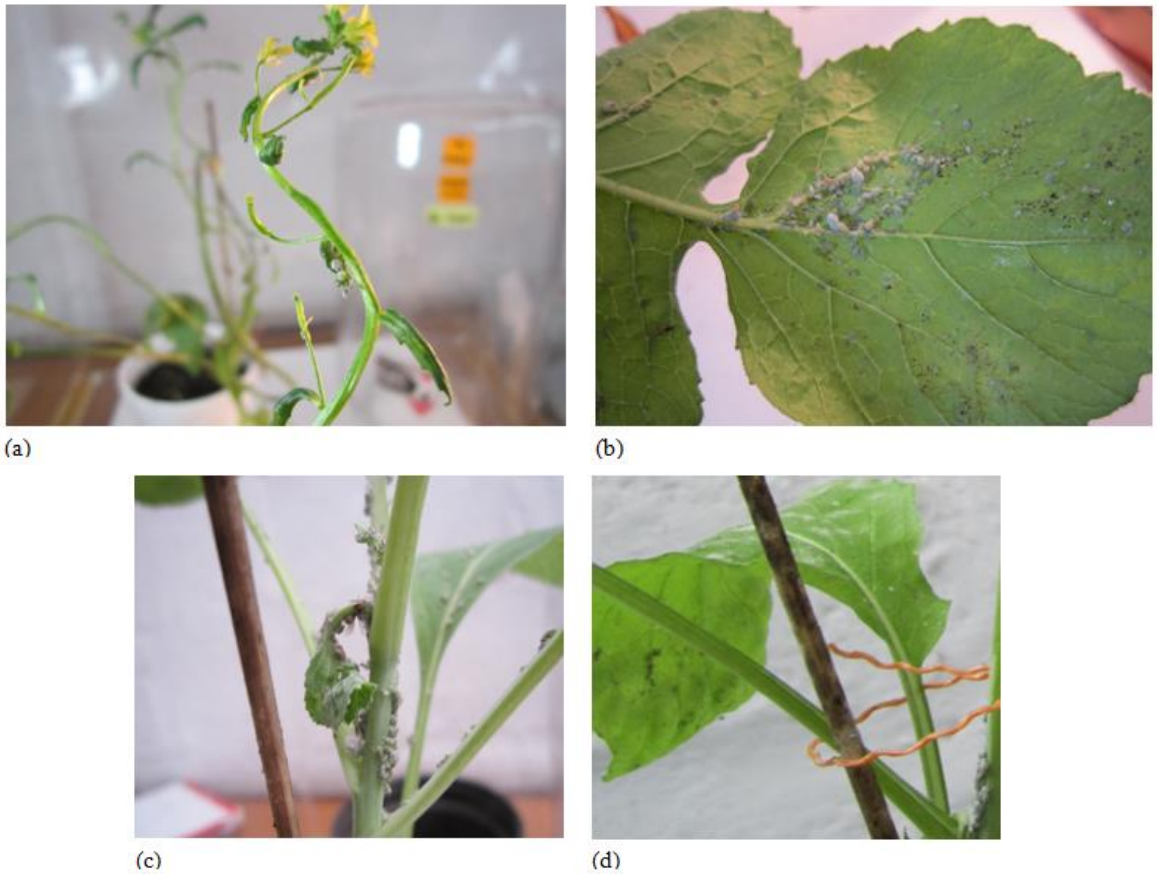

(c)


(d)

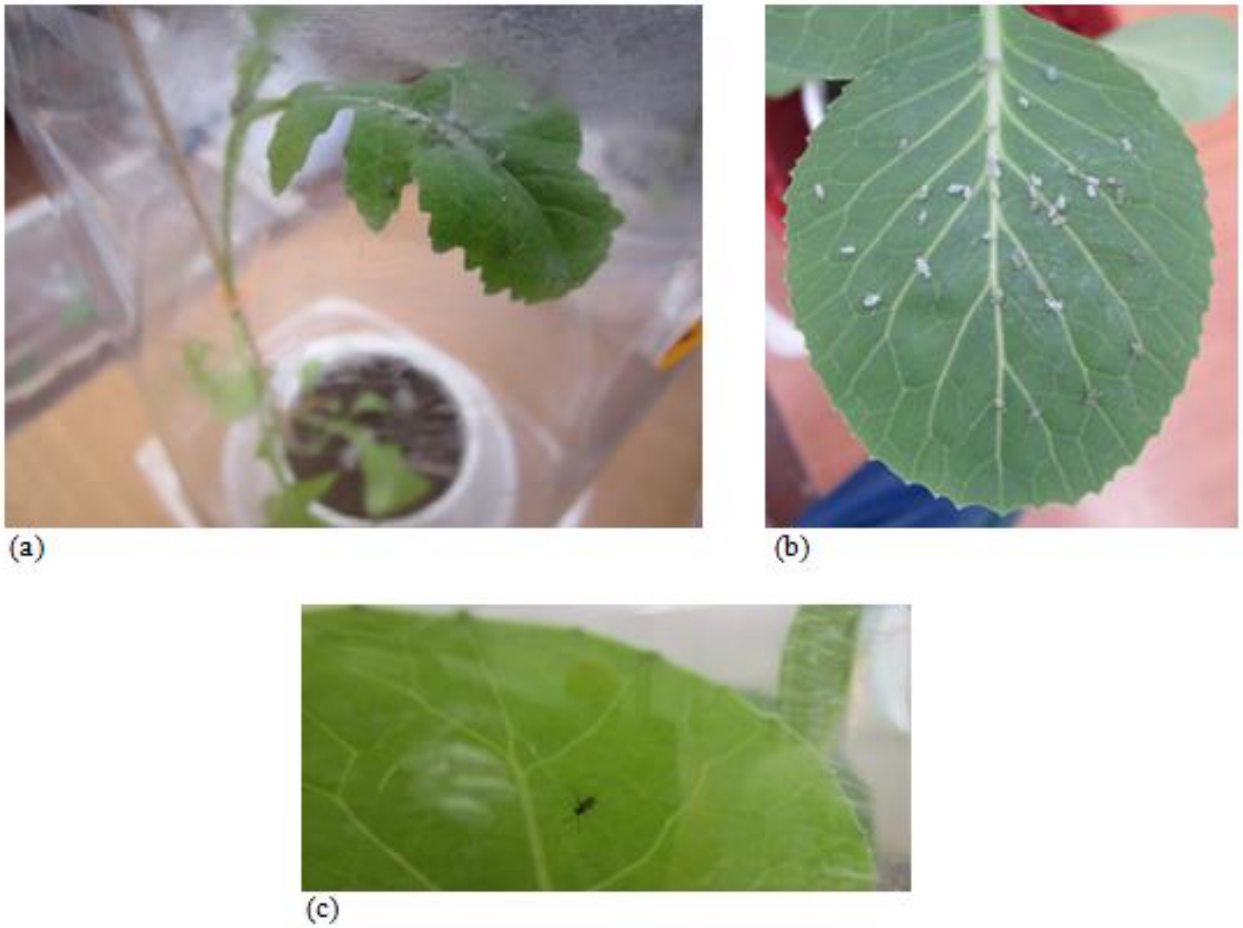
Anexo 6. Preparación de avispas hembras para ensayos y almacenamiento de momias. Parejas de avispas copulando y alimentándose. Al final del eppendorf está una bola de algodón embebida de la solución de agua y azúcar (a). Experimentación de la avispa (b). Frasco cerrado conteniendo una colonia de áfidos y la avispa copulada y experimentada (c). Almacenamiento de momias extraídas en cápsulas individuales (d).



Anexo 7. Metodología de la disección para el conteo de huevos. Abdomen separado del cuerpo de la avispa (a). Órganos internos convergiendo en el ovipositor (4x) (b). Par de ovarios separados (4x) (c). Huevos agrupados a través de tejido central (40x) (d). Huevos separados para su conteo (10x) (e). Huevo con tejido de aprox. 0,2 mm (40x) (f).



Anexo 8. Disposición de áfidos en la mostaza; las hojas y tallos pequeños ofrecen poco refugio frente al ataque del parasitoide (a). En el rábano los áfidos tienden a concentrarse a lo largo de las venaciones foliares (b). En la col, las hojas cercanas a la yema apical son pequeñas y tienden a enroscarse, brindando refugio a los áfidos (c). Hongo atacando la mayor parte de la hoja del nabo (d).



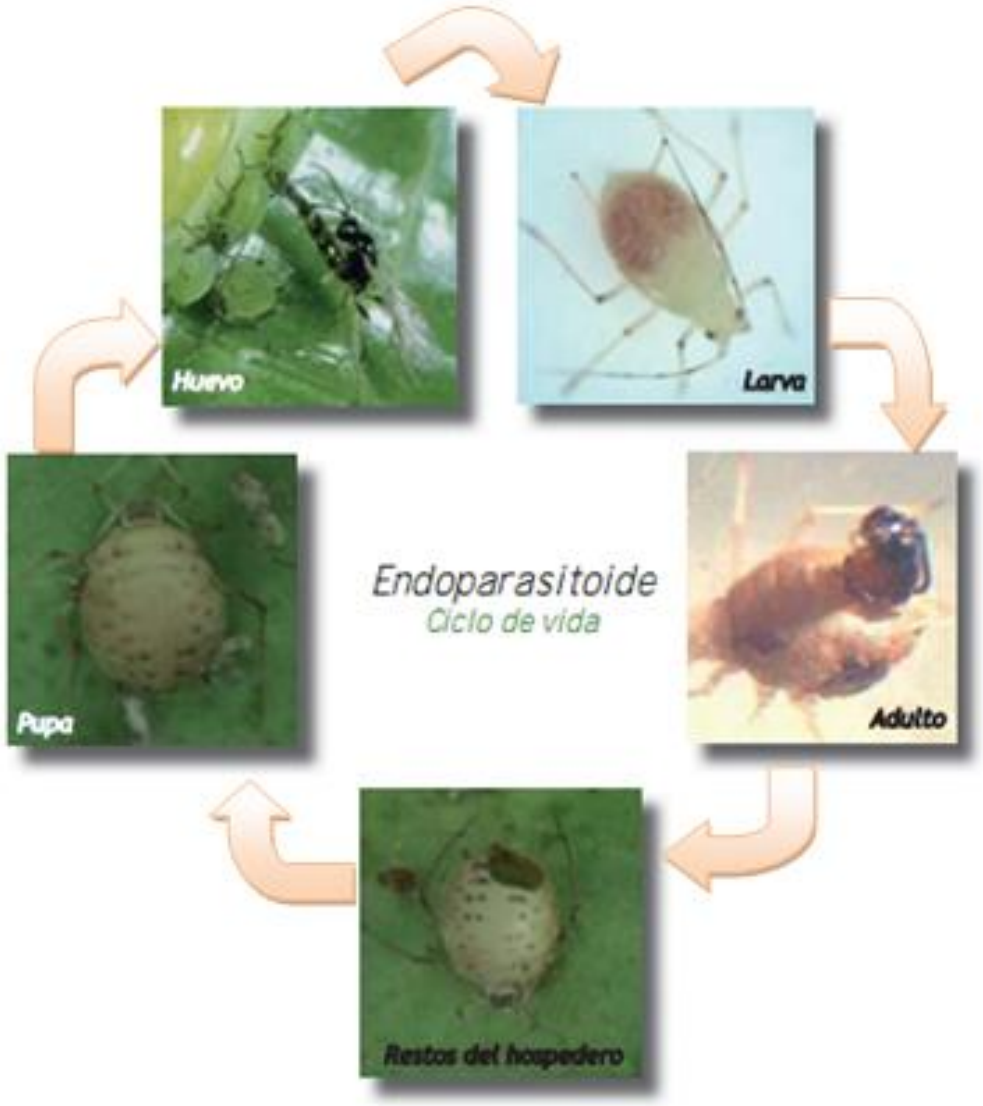
Anexo 9. La arquitectura de la mostaza permite aparentemente un rápida rápida detcción del áfido por parte de la avispa (a). Los áfidos tienden a resbalarse en las hojas de col (borde inferior derecho de la hoja) (b). La avispa no presenta aparentes problemas al movilizarse por la hoja de col (c).



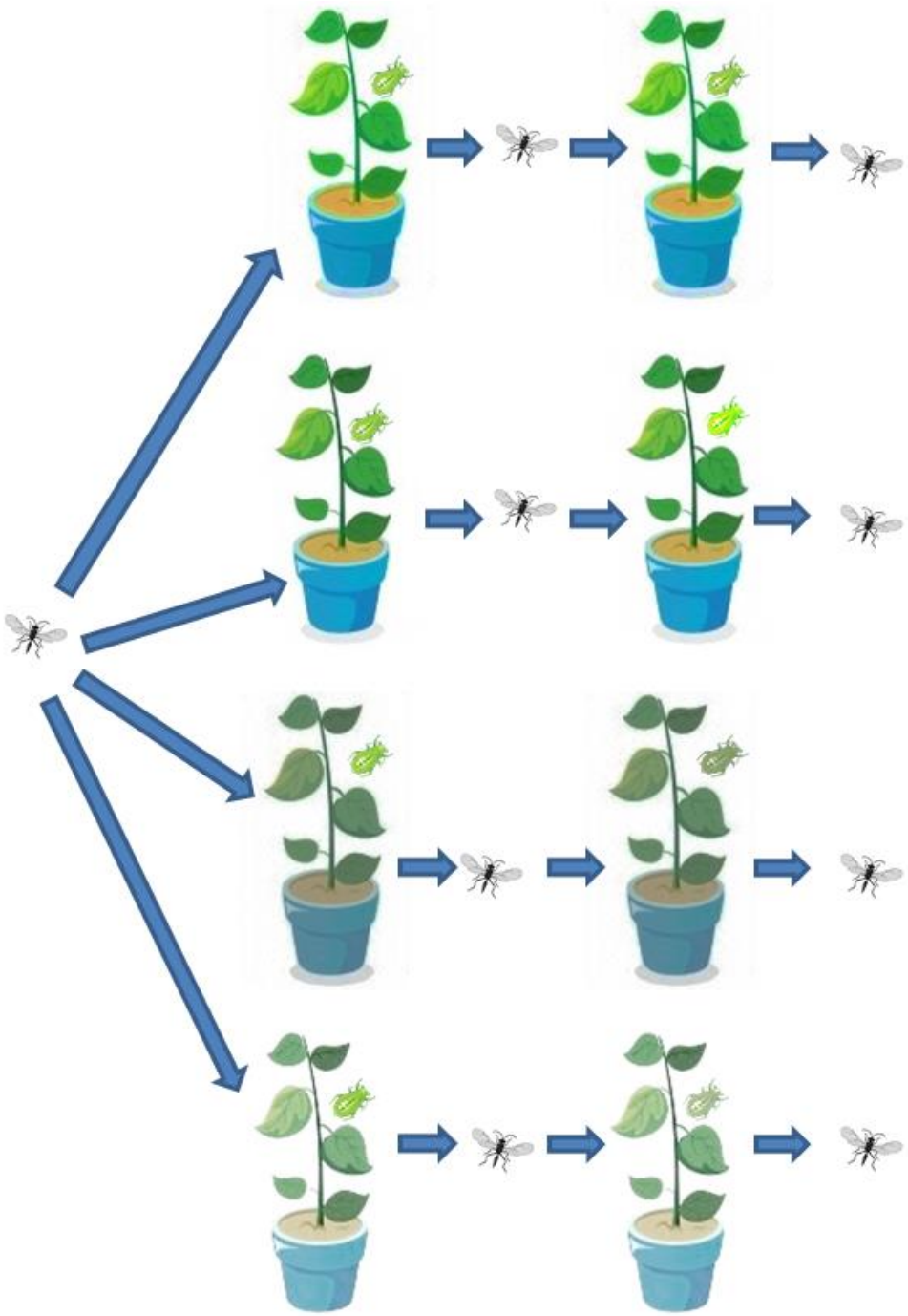
(a)

(b)

Anexo 10. Excesiva producción de mielecilla por parte de los áfidos en la col, sobretodo en hojas enroscadas, esto propensa el crecimiento de hongos en la mielecilla (a). Momia de un áfido alado que quedó embebida en la mielecilla, la cual luego endureció.



Anexo 11. Ciclo biológico de un endoparasitoide (tomado de Nájera & Souza, 2010).



Anexo 12. Descripción gráfica de la metodología del ensayo. La avispa central representa la avispa origen nabo. Plantas de arriba hacia abajo: nabo, mostaza, rábano y col. Las avispas de la columna central tuvieron origen nabo, mostaza, rábano y col, respectivamente.