

ZAMORANO

ESCUELA AGRÍCOLA PANAMERICANA
DEPARTAMENTO DE PROTECCIÓN VEGETAL

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y MÉTODO DE CRIANZA
EN EL LABORATORIO DE *ADMONTIA* SP. (DIPTERA:
TACHINIDAE), PARASITOIDE DE
METAMASIVUS QUADRILINEATUS CHAMPION
(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE)

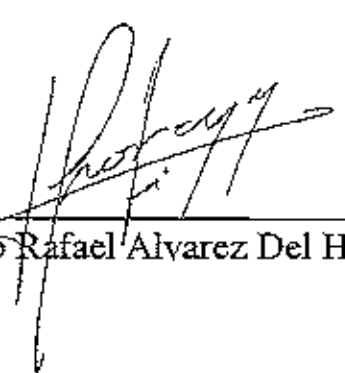
Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de Ingeniero
Agrónomo en el grado académico de Licenciatura

Por

Diego Rafael Alvarez Del Hierro

ZAMORANO-HONDURAS
Diciembre, 1997

El autor concede a la Escuela Agrícola Panamericana
permiso para reproducir y distribuir copias de este trabajo
para fines educativos. Para otras personas físicas o jurídicas
se reservan los derechos de autor.



Diego Rafael Alvarez Del Hierro

Honduras, diciembre de 1997

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mis padres, Judith Del Hierro y Luis G. Alvarez, y a mis hermanos Maria Gabriela, Luis, Daniel y Juan, ya que imprimieron en la confianza que me ayudó a hacer de este trabajo un placer. Gracias. También dedico este trabajo a mi país que está esperándome para que lo ayude a salir adelante.

AGRADECIMIENTOS

A mi Dios todo poderoso que siempre está en los momentos más difíciles.

A mis padres Judith y Luis que nunca me negaron el amor y los recursos necesarios para terminar esta carrera.

A mis hermanos fuente inagotable de inspiración y deseo de superación.

A mi asesor principal Ronald Cave quien no me negó el más mínimo recurso para completar mi tesis y más que eso su tiempo y amistad.

A Silvia Chafukian mi amiga y asesora.

A mis compañeros PIA y PA, que tan ameno hicieron mi tiempo en la Escuela.

A todo el equipo de Control Biológico: Sonia, Olga, María, Englantina, Argelia, Julio y Jorge, que fueron mis compañeros por muchas horas.

A Maria Calona

A Paola A. Suarez la mujer más linda del mundo.

A Gabriela M. Cabrera quien creó en mí el deseo de terminar siempre con los mejores resultados.

A mi moto que me brindó el transporte rápido y seguro a todo lado.

A todos mis panas.

AGRADECIMIENTOS A PATROCINADORES

Mis más sinceros agradecimientos a Florida Council of Bromeliad Societies, Inc. por financiar gran parte del dinero de mi matrícula además del proyecto. Espero que sus esfuerzos tengan los mejores frutos en un futuro muy cercano.

RESUMEN

Se estudió la ecología, biología reproductiva y método de crianza en laboratorio de *Admontia* sp., parasitoide del picudo *Metamasius quadrilineatus* Champion, un barrenador de bromelias en bosques nublados de Honduras. Se realizaron muestreos en tres bosques nublados de Honduras desde septiembre de 1996 hasta noviembre de 1997. El mayor porcentaje de infestación por larvas de *M. quadrilineatus* en bromelias caídas sobre el piso fue en la zona de bosque de *Pinus maximinoi* H.E. Moore. Se hallaron principalmente en *Tillandsia standleyi* L. B. Smith y *Tillandsia ponderosa* L. B. Smith durante la estación lluviosa de finales de junio a finales de noviembre. Los mayores porcentajes de parasitismo se registraron de julio a noviembre y en *T. standleyi*, *Catopsis morreniana* Mez y *Vriesea nephrolepis* L. B. Smith et Pittendrigh. El porcentaje de parasitismo por *Admontia* sp. está relacionado positivamente con la proporción de plantas infestadas por el picudo. *Admontia* sp. parasita sólo larvas de tamaño IV, V y VI. El tiempo de permanencia de la larva de *Admontia* sp. dentro del hospedero está entre 18-22 días; el pupario permanece fuera del hospedero entre 18-21 días y después los adultos viven entre 20-22 días. Las moscas hembras son fertilizadas durante sus primeros días de vida adulta. El período de incubación de huevos en las hembras adultas es menor a 15 días. Las hembras ovipositan en la entrada al túnel hecho por las larvas de *M. quadrilineatus*. Las larvas parasitoides buscan al hospedero luego de emerger del huevo. Estas requieren de mucha humedad entre las hojas de la bromelia infestada, para no morir. Las hembras de pocas horas de emergencia llegan a tener un promedio de 191 huevos, mientras que hembras entre 10-15 días de emergencia tienen un promedio de 220 huevos, además sus huevos son 20% más largos y 11% más anchos que huevos de hembras entre 10-12 horas de emergencia. Existe superparasitismo por *Admontia* sp. Es muy posible que las hembras adultas de *Admontia* sp. se sientan atraídas por sustancias volátiles emitidas de plantas dañadas por larvas del picudo y no por bromelias sanas. Las plantas de piña sirven como hospederas de *M. quadrilineatus* y de *Admontia* sp. El método de cría actual consiste en retirar de las plantas los puparios 15 a 20 días después de la recolección. Todos los puparios recolectados se llevan a una caja entomológica limpia y sin depredadores y con temperaturas de 20°C promedio. Todos los puparios se mantienen entre hojas de papel toalla húmedo. Finalmente las moscas son llevadas a jaulas en donde se proporciona alimento a los adultos. Se tiene que probar aun si *Admontia* sp. parasita o no la larva de *Metamasius callizona* (Chevrolat).

CONTENIDO

	página
Portadilla.....	i
Derechos de autor.....	ii
Página de firmas.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Agradecimiento a patrocinadores.....	vi
Resumen.....	vii
Contenido.....	viii
Índice de cuadros.....	ix
Índice de figuras.....	x
Índice de anexos.....	xi
I. INTRODUCCION.....	1
II. REVISION DE LITERATURA.....	4
2.1. Biología de Tachinidae.....	4
2.2. Métodos de Crianza de Taquínidos.....	6
2.3. Taxonomía y Biología de <i>Admontia</i>	7
2.4. Biología de <i>Metanastus</i>	7
III. ECOLOGÍA DE <i>METAMASIVUS QUADRILINEATUS</i> Y <i>ADMONTIA</i> SP. EN TRES BOSQUES NUBLADOS EN HONDURAS.....	10
3.1. Introducción.....	10
3.2. Materiales y Métodos.....	10
3.3. Resultados y Discusión.....	13
IV. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CRIANZA DE <i>ADMONTIA</i> SP. EN EL LABORATORIO.....	26
4.1. Introducción.....	26
4.2. Materiales y Métodos.....	26
4.3. Resultados y Discusión.....	31
V. CONCLUSIONES.....	35
VI. RECOMENDACIONES.....	37
VII. LITERATURA CITADA.....	38

INDICE DE CUADROS

Cuadro	página
1 Porcentaje de infestación y porcentaje de parasitismo de larvas de <i>Metamastus quadrilineatus</i> , en especies de bromelias en el piso en Cerro Moncerrato, Cerro Apalagna y Cerro Uyuca, Honduras, de septiembre de 1996 a enero de 1997.....	14
2 Rangos en milímetros de los anchos de cápsulas cefálicas de seis tamaños larvales de <i>Metamastus quadrilineatus</i>	27
3 Comparación de número y tamaño promedio de huevos entre dos edades de hembras de <i>Admontia</i> sp.....	33
4 Preferencia de hembras de <i>Admontia</i> sp. por tres tipos de bromelias. T1=bromelias sanas, T2= bromelias dañadas por larvas de <i>Metamastus quadrilineatus</i> y T3= bromelias dañadas sin larva.....	34

INDICE DE FIGURAS

Figura.	página
1 Adulto de <i>Metamasius quadrilineatus</i>	2
2 Adulto de <i>Admontia</i> sp.....	3
3 Larva de <i>Metamasius quadrilineatus</i>	9
4 Mapa de Honduras ubicando Cerro Moncerrato, Cerro Apalagua y Cerro Uyuca	11
5 Bromelias aptas para infestación por <i>Metamasius quadrilineatus</i>	15
6 Bromelias no aptas para infestación por <i>Metamasius quadrilineatus</i>	16
7 Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de <i>Metamasius quadrilineatus</i> en el Cerro Moncerrato.....	18
8 Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de <i>Metamasius quadrilineatus</i> en el Cerro Apalagua.....	19
9 Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de <i>Metamasius quadrilineatus</i> en el Cerro Uyuca.....	20
10 Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de <i>Metamasius quadrilineatus</i> por <i>Admontia</i> sp. en bromelias en el piso en el Cerro Moncerrato.....	21
11 Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de <i>Metamasius quadrilineatus</i> por <i>Admontia</i> sp. en bromelias en el piso en el Cerro Apalagua.....	22
12 Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de <i>Metamasius quadrilineatus</i> por <i>Admontia</i> sp. en bromelias en el piso en el Cerro Uyuca.....	23
13 Relación entre porcentaje de infestación por larvas de <i>Metamasius quadrilineatus</i> y porcentaje de parasitismo por <i>Admontia</i> sp. en tres bosques nublados de Honduras.....	25
14 Tres cajas entomológicas conectadas por sus ventanas laterales.....	29

INDICE DE ANEXOS

Anexo,	página
1 Formato para recolección de datos del muestreo y datos del laboratorio.....	41

1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad son muchos los parasitoides que se encuentran en los registros entomológicos. Los principales órdenes a los que pertenecen son Hymenoptera y Diptera. Del último orden, la familia Tachinidae, como la más numerosa en especies, es la más importante desde el punto de vista económico. Miembros de esta familia atacan principalmente lepidópteros y coleópteros, dos grupos de insectos que concentran muchas de las plagas de cultivos en el mundo.

En 1989 se encontró *Metamasius callizona* (Chevrolat) (Coleoptera: Curculionidae) en el estado de Florida, causando daño a bromelias nativas y comerciales. Hoy en día este picudo, originario de México, Guatemala y Panamá, se ha dispersado en 12 condados de Florida (J.I.L. Frank, Univ. de Florida, comunicación personal). Con la esperanza de encontrar un agente de control biológico para *M. callizona* y su importación a Florida, se realizó en Honduras una exploración para encontrar parasitoides de *Metamasius* spp. En 1993 se encontró en bosques nublados una mosca parasítica de la familia Tachinidae, parasitando *Metamasius quadrilineatus* Champion (Fig. 1). Sin embargo, no fue sino hasta 1995 cuando se logró criar ejemplares en condiciones adecuadas para realizar una identificación. Subsecuentemente, el Dr. Norman Woodley de la Unidad de Servicios Taxonómicos (ARS, USDA, Beltsville, MD, USA) identificó la mosca como miembro del género *Admontia* (Fig. 2). El Dr. Monty Wood de Agriculture Canada (Ottawa) en 1996 confirmó la identificación. En ninguno de los casos se pudo determinar a nivel de especie. Ninguna especie de *Admontia* ha sido reportada anteriormente en bosques nublados de Honduras y tampoco hay reportes de larvas de *M. quadrilineatus* parasitadas por *Admontia*. Por todo lo anterior es muy probable que sea una nueva especie.

Actualmente el Florida Council of Bromeliad Societies tiene interés en la posible importación de *Admontia* sp. a Florida para el control de *M. callizona*. Por lo tanto, está financiando un proyecto de estudio de la mosca.

Para la liberación de especies exóticas de parasitoides, es necesario conocer su biología, comportamiento reproductivo y otros factores de comportamiento para desarrollar métodos de crianza masiva del insecto benéfico. Para esto es necesario realizar muchas investigaciones de los parasitoides y sus hospederos.

En la presente investigación se estudió la biología reproductiva de *Admontia* sp. como base para entender las condiciones que requiere la especie para ser criada en laboratorio. También, se experimentó con un método de crianza de *Admontia* sp. con el objeto de mantener una población de moscas criadas en el laboratorio. Por último se intentó comprobar si *Admontia* sp. ataca o no a *M. callizona*.



Figura 1. Adulto de *Metamsius quadrilineatus*.

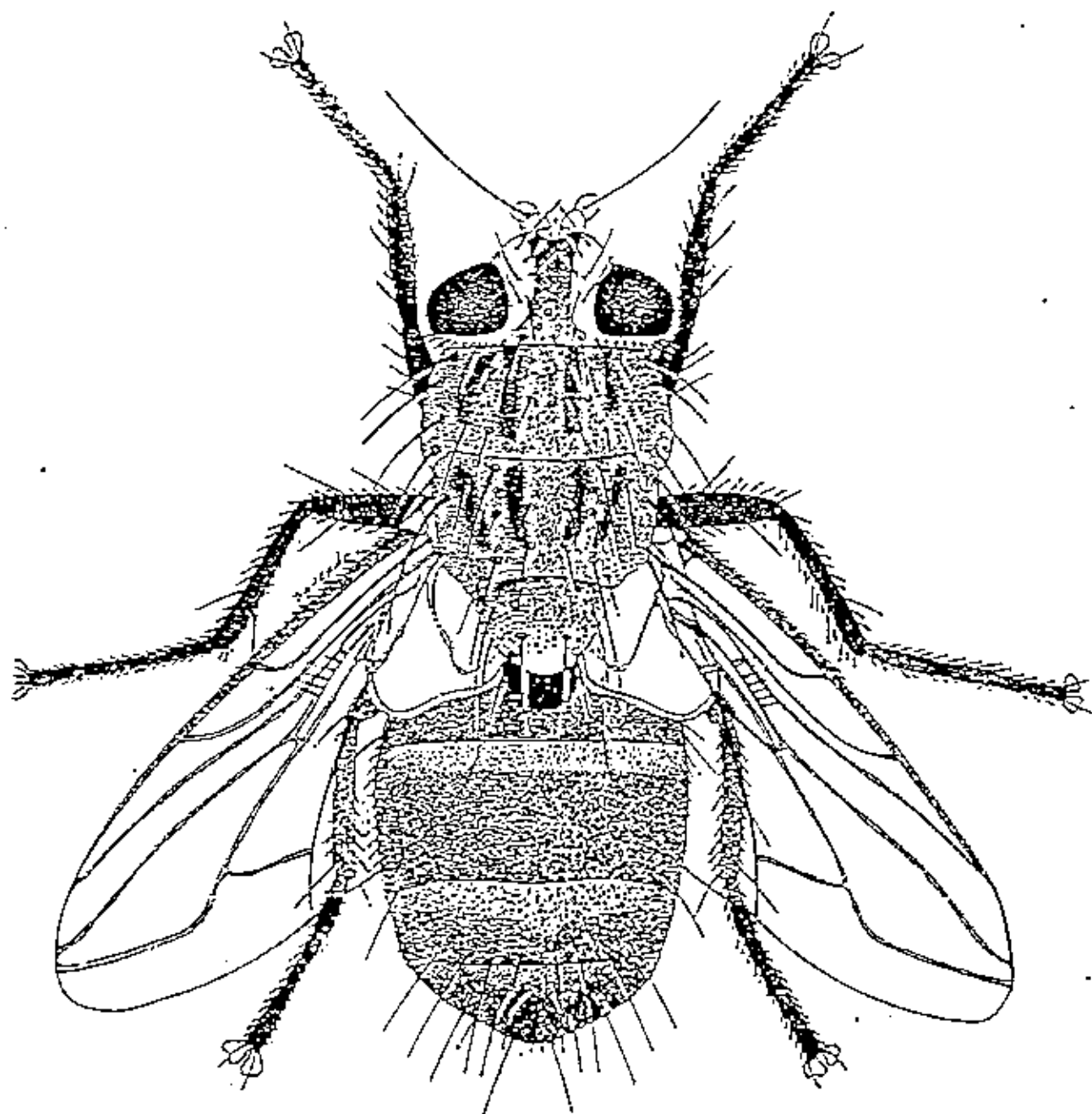


Figura 2. Adulto de *Admontia* sp.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. BIOLOGÍA DE TACHINIDAE

La familia Tachinidae comprende más de 8,200 especies descritas en todo del mundo (Cantrell y Crosskey, 1989). Sus hospederos pertenecen principalmente a cuatro órdenes de insectos: Lepidoptera, atacado por 423 especies; Coleoptera, atacado por 89 especies; Heteroptera, atacado por 59 especies; Hymenoptera, atacado por 43 especies (Belshaw, 1994). Los miembros de la subfamilia Gymnosomatinae atacan heterópteros. Las especies de Tachininae muestran preferencia por larvas de Lepidoptera y Dermaptera, mientras que las de Rutilinae atacan Scarabaeidae. La subfamilia Dexiinae, con un gran número de géneros, ataca Scarabaeidae, adultos de Phasmatodea y también Coleoptera y Lepidoptera barrenadores de tallos (Clausen, 1972). Los miembros de la subfamilia Goninae ataca larvas de Diptera, Coleoptera y Lepidoptera. A ésta última subfamilia pertenece el género *Admontia* (Cole, 1969).

Todas las especies de taquínidos son endoparasitoides, principalmente de insectos que se encuentran expuestos al medio, sobre el follaje. Un grupo más pequeño de taquínidos parasita larvas de insectos fitófagos en el suelo, enrolladores de hojas, gusanos de seda y barrenadores de tallos (Belshaw, 1993). Las larvas de primer estadio con la facultad de moverse y buscar al hospedero hacen posible que las moscas parasiten a insectos ocultos (Gauld y Bolton, 1988). Las hembras de este grupo nunca llegan a tener contacto directo con su hospedero durante la oviposición o larviposición, estén o no ocultos sus hospederos. Esto incrementa la posibilidad de superparasitismo (Feener y Brown, 1997).

Los taquínidos poseen varios métodos de parasitismo. Belshaw (1994) comparó estos métodos con los del orden Hymenoptera. La mayoría de los taquínidos ovipositan sobre sus hospederos, la larva que sale del huevo se introduce rompiendo el integumento del hospedero. Pocas especies (7%) de la familia poseen estructuras que hacen las veces de oviposidores, colocando el huevo en el interior del hospedero. Aproximadamente el 40% de las especies no colocan sus huevos sobre el hospedero ni adentro de él. Algunas especies colocan sus huevos o sus larvas en varios sustratos en donde viven y se alimentan sus hospederos. De esta forma el hospedero puede ingerir los huevos y los parasitoides se desarrollan en el intestino del hospedero. Alternativamente, las hembras pueden colocar las larvas del primer estadio en las cercanías del hospedero y así las larvas localizan al hospedero y se introducen, parasitándolo.

En contraste con parasitoides hymenópteros, en la mayoría de las especies de taquínidos las hembras colocan huevos listos para eclosionar. Los huevos previamente fertilizados permanecen por una o dos semanas en el oviducto que funciona como un útero y que se expande mucho y luego son colocados en el hábitat del hospedero (Herrebout, 1966; David *et al.*, 1988). Esto ha llevado a algunas especies de taquínidos a ser descritas como larvivíparas. Un grupo de taquínidos posee una muy pobre incubación uterina, encontrándose presente solamente un huevo fertilizado en el oviducto. En estas especies el proceso de oviposición es muy lento y todas las especies de este tipo ovipositan dentro o sobre el hospedero.

A diferencia con los parasitoides del orden Hymenoptera, no existe evidencia de que las hembras de taquínidos logren discriminar hospederos previamente parasitados por su especie u otra especie. Esto incluye no solo las especies que ovipositan fuera del hospedero (Clausen, 1972; Richards, 1940; Browning, y Oatman, 1984), sino también especies que poseen estructuras terminales y pueden introducir sus huevos en el interior del hospedero (Tripp, 1962; Weseloh, 1983).

Los taquínidos, al igual que muchos parasitoides de otros órdenes, utilizan una impresionante gama de señales para localizar a sus hospederos. Estas señales son muy complejas y útiles como resultado de la constante presión de selección que ejercen los parasitoides sobre sus hospederos (Godfray, 1993). Estas señales pueden provenir directamente del hospedero o del microhábitat en el que se desarrolla. Las señales que provienen del hospedero son muy difíciles de detectar y la información que proporcionan es muy específica sobre el lugar en donde se halla el hospedero. Las señales originarias del hábitat del hospedero son fáciles de percibir para los parasitoides, con la diferencia de que sus señales no dan una información muy detallada de la ubicación del hospedero (Lem y Dike, 1992; Lem *et al.*, 1991).

En la mayoría de especies de taquínidos la oviposición requiere de características especiales del medio en que se colocarán los huevos o las larvas. Según Kuhlmann (1993), las hembras de *Ocytata pallipes* (Fallén), parasitoide de *Forficula auricularis* L., colocan sus huevos ya incubados y requieren de una humedad relativa alta de 80% a 90%. La presencia de señales olfatorias indican la existencia y tamaño del hospedero. Disminuyendo o incrementando el número de individuos larvipoitados (Clement *et al.*, 1986). Se observó que cuando las moscas encontraban un sitio habitado por *F. auricularis*, examinaron el sustrato. Si éste cumplía con las características de oviposición, los parasitoides comenzaron a colocar sus huevos en intervalos variados de tiempo. Estas hembras del parasitoide fueron cambiadas de sustrato cada 24 horas y los huevos fueron contados para medir el potencial reproductivo de la especie. Es claro que las señales producidas por *F. auricularis* son las que permitían al parasitoide escoger el sitio de oviposición. Se diseñó el experimento para determinar otras señales además de señales producto de alimentación de *F. auricularis*, que intervengan en la selección del sitio. Se llegó a la conclusión de que son las señales de la alimentación de *F. auricularis* las más importantes. Se contó un mayor número de huevos de *O. pallipes* en los sustratos que tenían señales de alimentación. También se probó diferentes sustratos expuestos a *O. pallipes*.

determinando que sí existe una diferencia significativa en el grado de aceptación del sustrato de oviposición por parte del parasitoide.

En la mayoría de las especies las larvas del parasitoide se ubican en tejidos específicos como ganglios nerviosos, cuerpo graso, glándulas, músculos, la hipodermis o entre membranas. Permanecen en contacto con el aire exterior por medio de su espiráculo en la parte posterior de la larva, formando un túnel respiratorio. Este túnel respiratorio se forma por la reacción de esclerotización de las células afectadas en el proceso de alimentación de la larva del parasitoide (Salt, 1968).

2.2. MÉTODOS DE CRianza DE TAQUÍNIDOS

Gross y Rogers (1995) realizaron un estudio de la biología reproductiva y método de crianza en el laboratorio de *Eucelatoria rubentis* (Coquillett) y utilizaron *Helicoverpa zea* (Boddie) como hospedero. Este estudio lo realizaron con el fin de determinar parámetros puntuales sobre la biología reproductiva de *E. rubentis*, tales como estadio del hospedero que permita obtener mayor número de parasitoides, efecto del superparasitismo en el desarrollo de los parasitoides, efecto de la temperatura en el desarrollo de los parasitoides, tiempo de preincubación y tiempos de oviposición.

Bratti y Coulibaly (1995) realizaron en el laboratorio una cría de *Exorista* (= *Tachina*) *larvarum* (L.), parasitoide polífago de por lo menos 45 especies de Lepidoptera y dos de Hymenoptera. Utilizaron una dieta basada en cultivo de tejidos para determinar la importancia de diferentes componentes en el desarrollo y productividad de los adultos de parasitoides. Componentes como extracto de pupas de hospederos resultaron ser importantes en el peso de las pupas de los parasitoides, produciéndose los menores pesos de pupas en la dieta que contenía los menores niveles de este componente.

Kfir *et al.* (1989) probaron un nuevo método de crianza de *Billaea* (= *Paratheresia*) *claripalpis* (Van der Wulp), para el control biológico del barrenador de la caña de azúcar. Este método consistió en disecar en una solución salina el abdomen de hembras adultas parasitoides fértiles con un período de gestación de 14-18 días, extraer las larvas que se encontraban en su cavidad uterina y depositarlas directamente sobre sus hospederos. Larvas del hospedero entre el quinto y sexto estadio fueron expuestas por tres horas a las larvas del parasitoide y luego retiradas y colocadas individualmente para observar datos de parasitismo. La temperatura y humedad relativa fueron factores muy importantes en el desarrollo de la investigación, dando como resultado un incremento en el número de parasitoides por hospedero y también incrementando el número de hospederos parasitados. Rodríguez del Bosque y Smith (1996) realizaron un estudio de la biología y método de reproducción de *Lydella jalisco* Woodley, parasitoide de *Eoreuma loftini* (Dyar). Indujeron la cópula exponiendo los adultos a la luz solar durante los tres primeros días después de la emergencia. Extrajeron larvas de primer estadio del abdomen de hembras,

para luego depositarlas sobre larvas del hospedero. Elevaron el nivel de parasitismo usando larvas del parasitoide esterilizadas con formalina y determinaron un período de preincubación promedio de 14 días.

2.3. TAXONOMÍA Y BIOLOGÍA DE *ADMONTIA*

Existe una controversia acerca de la tribu a la que pertenece *Admontia*. Según Cole (1969), *Admontia* pertenece a la tribu Admontiini, mientras que Dr. Monty Wood (comunicación personal¹) ubica a *Admontia* en la tribu Blondeliini. Sabrosky y Arnaud (1965) listan seis sinónimos menores de *Admontia*: *Trichopareia* Brauer y Bergenstamm, *Admontiopsis* Townsend, *Eusadmontia* Townsend, *Euhyperceteina* Townsend, *Xenadmontia* Townsend e *Iconomedina* Townsend. Curran (1927) cita siete especies en Norte América y Europa y presenta una clave dicótoma para estas especies: *Admontia retiniae* Coquillett, *Admontia rufochacta* Curran, *Admontia dubia* Curran, *Admontia pollinosa* Curran, *Admontia degeerioides* (Coquillett), *Admontia podamyia* Brauer y Bergenstamm y *Admontia pergandei* Coquillett. Sabrosky y Arnaud (1965) citan 10 especies al norte de México: *Admontia badiceps* Reinhard, *A. degeerioides*, *A. dubia*, *Admontia duospinosa* (West), *Admontia nasoni* Coquillett, *Admontia offella* Reinhard, *A. pergandei*, *A. pollinosa*, *Admontia tarsalis* Coquillett y *Admontia washingtonae* (Coquillett). Guimaraes (1971) lista dos especies (*Admontia occidentalis* Wulp y *Admontia ducalis* Reinhard) de México, una especie (*Admontia nigrita* Thompson) Trinidad y cinco especies de Chile.

Solo existen registros de individuos del género *Admontia* como parasitoides de larvas de Díptera en la región neártica (Clausen, 1972); no existen reportes de especies de *Admontia* parasitando picudos. Pese a esto se presume que su reproducción es semejante a los integrantes de la tribu Admontiini. En el caso de *Admontia* que ataca larvas de tipúlidos, su reproducción es por larviposición (Cole, 1969). Las larvas de primer estadio son colocadas en el sustrato en que se hallan las larvas de tipúlidos. Las larvas de *Admontia* buscan por todo el sustrato hasta encontrar larvas de tipúlidos, para ingresar en ellas y parasitarlas.

2.4. BIOLOGÍA DE *METAMASIUS*

La biología de *M. quadrilineatus* no se ha estudiado hasta el momento, pero es muy probable que sea similar a la de *M. callizona* y *Metamasius ritchiei* Marshall. Las biologías de *M. callizona* y *M. ritchiei* fueron revisadas por Frank y Thomas (1994a, b) y Gowdey

¹ Dr. D. Monty Wood, Agriculture Canada, Biological Resources Division, CLBR, C.E.F. Ottawa, Ontario K1A 0C6, CANADA.

(1923), respectivamente. Los huevos son colocados en forma individual, en pequeñas heridas que hace la hembra en la planta. Usualmente estos huevos son colocados en el tallo de la planta o el escapo floral y pocas veces en la parte baja de la planta o en las raíces. La larva sale del huevo de ocho a diez días después y realiza un túnel por sí sola en el lugar en donde fue colocado el huevo (Fig. 3). El tiempo que transcurre de larva a pupa es de ocho a diez semanas. Al terminar su desarrollo, la larva forma un capullo con el material vegetal de la bromelia en las partes altas de la planta. Esta ubicación del capullo le protege de la cantidad excesiva de agua en el tiempo de lluvia. Dentro del capullo la larva empupa, el estado de pupa dura de 18 a 24 días. Al final de este período el adulto sale del capullo y se alimenta de material vegetal de bromelias.

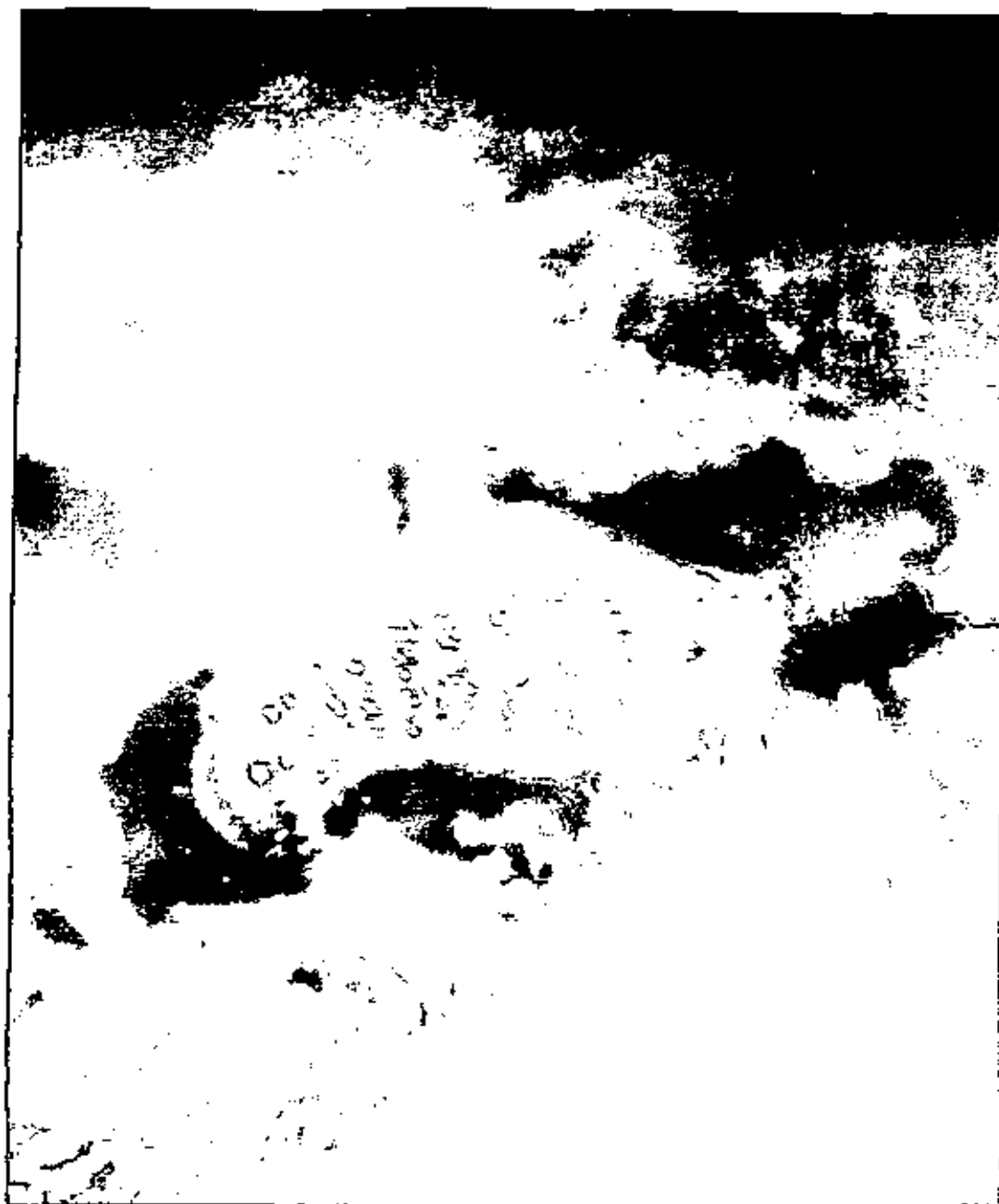


Figura 3. Larva de *Metumasius quadrilincatus*.

III. ECOLOGÍA DE *METAMASIVUS QUADRILINEATUS* Y *ADMONTIA* SP. EN TRES BOSQUES NUBLADOS EN HONDURAS

3.1. INTRODUCCIÓN

No existe información sobre la ecología de *M. quadrilineatus* y menos aún sobre *Admontia* sp. en el campo. Por esta razón, se realizó un estudio de la estacionalidad, abundancia relativa, plantas hospederas y microhábitat del parasitoide y su hospedero. Con el fin de guiar la investigación de métodos de crianza en el laboratorio y para facilitar futuros estudios de estos dos insectos, se realizaron visitas a tres bosques nublados de Honduras para medir los parámetros antes mencionados.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió la estacionalidad, abundancia relativa, plantas hospederas y microhábitat de *M. quadrilineatus* y *Admontia* sp. en tres bosques nublados de Honduras. Las zonas de recolecciones de plantas e insectos con su rango de elevaciones aproximadas son: el Cerro Apalagua (localmente llamado cerro Monte Crudo) entre los 1650 y 1786 msnm, cerca de Tatumbla; Cerro Moncerrato entre 1600 y 1760 msnm, cerca de Yuscarán; la Reserva Biológica Cerro Uyuca entre 1600 y 1850 msnm, cerca de El Zamorano (Fig. 4). Se seleccionaron estas localidades por la presencia de *M. quadrilineatus* y *Admontia* sp., y por su cercanía a la sede de trabajo. La vegetación arbórea en la zona de muestreos se distribuye en dos estratos, *Pinus maximinoi* H.E. Moore que predomina desde aproximadamente los 1600 hasta los 1750 msnm y bosque latifoliado por encima de los 1750 msnm. Las pendientes son muy fuertes en los estratos con predominancia de pino y muy suaves en las de bosque latifoliado. El porcentaje de sombra estimado es menor de 60% en el estrato con pino y mayor de 70% en el estrato de bosque latifoliado. La humedad relativa es menor en la zona de pino, llegando a estar muy seco en verano, con temperaturas medias de 20°C en el día y en la noche entre 15 y 17°C, a diferencia del bosque latifoliado que presenta humedad relativa alta y temperaturas bajas durante todo el año.

Se realizaron muestreos cuantitativos con el fin de determinar los niveles de infestación de bromelias por *M. quadrilineatus* y parasitismo por *Admontia* sp. en los tres bosques. También se realizaron recolecciones adicionales no cuantitativas con el fin de obtener

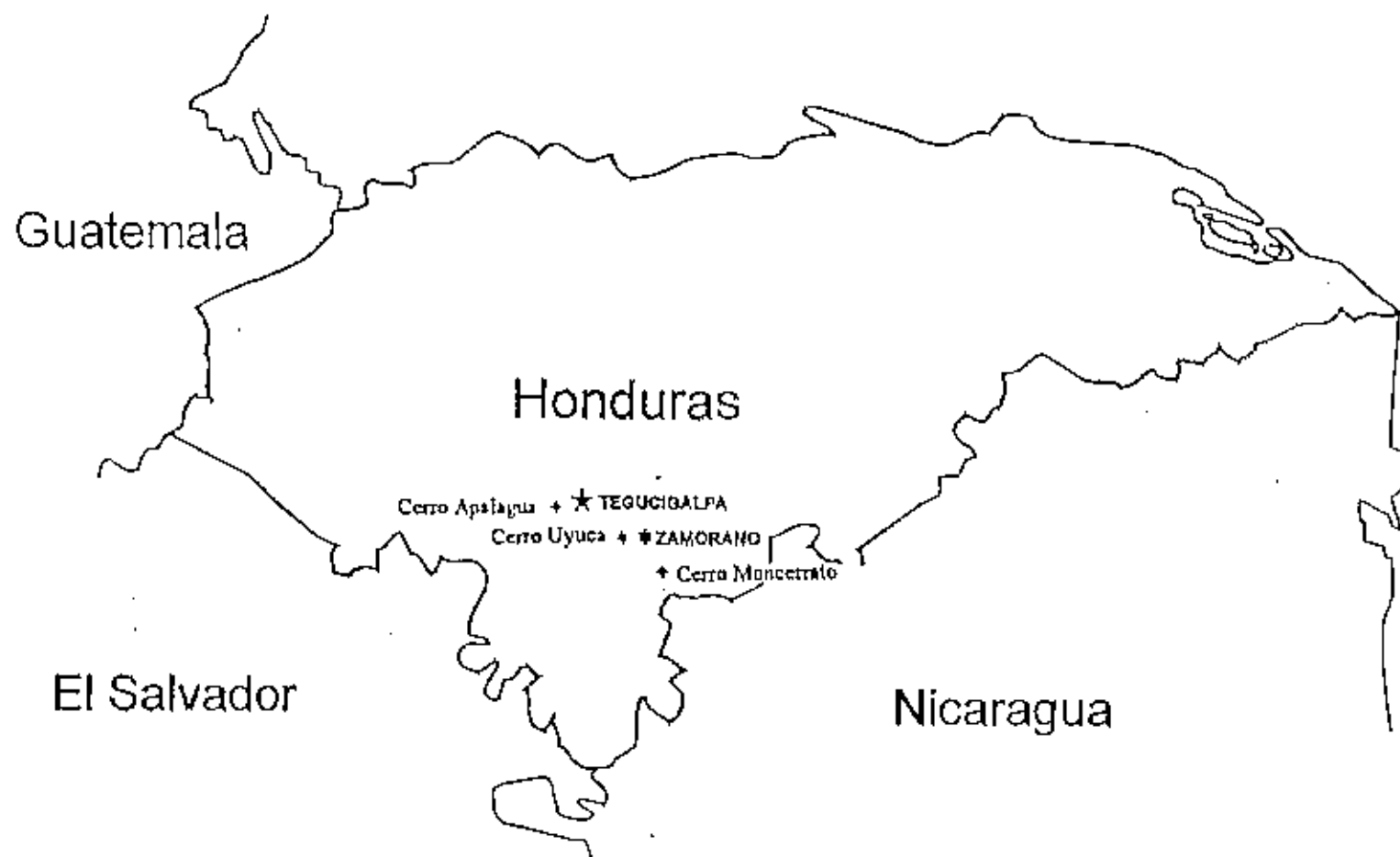


Figura 4. Mapa de Honduras ubicando Cerro Moncerrato, Cerro Apalagua y Cerro Uyuca.

material biológico para desarrollar los estudios de laboratorio. Los muestreos cuantitativos se realizaron con frecuencias diferenciales, determinadas por estaciones. Durante los meses de septiembre de 1996 hasta enero de 1997 y julio hasta noviembre de 1997 se muestreó cada bosque semanalmente; durante los meses de febrero a julio de 1997 se muestreó cada 15 días.

Se muestreó caminando por el bosque, buscando en el suelo bromelias caídas tanto en grupos como individuales. Se tomaron al azar diez plantas de cada grupo encontrado y todas las plantas individuales que se hallaron. Se sujetaba con una mano la parte baja del tallo de la planta, muy cerca de su raíz, y con la otra mano se sujetaban todas las hojas. Se hacía una fuerza circular que estiraba los tejidos del tallo hacia los lados, pero la fuerza circular era limitada de manera que rompiera el tallo solo si había daño causado por la larva de *M. quadrilincatus*. Si no había larva del picudo no se rompía la planta y era reportada como no infestada. Esta actividad tomó aproximadamente 20 segundos por planta. La unidad de muestreo por bosque fue entre 60-130 plantas. Las plantas que se encontraban infestadas por el picudo fueron llevadas al laboratorio.

En el laboratorio las plantas fueron examinadas minuciosamente. Se apuntó la especie de planta, el número de larvas por planta y el estadio de cada larva. Durante los primeros cinco meses de investigación, todas las larvas recibieron un código y fueron guardadas individualmente en una planta. La base de cada planta fue envuelta en papel toalla de color blanco. Todas las plantas del mismo muestreo fueron colocadas en cajas entomológicas (70 x 45 x 30 cm) hechas de madera con vidrio en la parte superior y tres ventanas cubiertas con malla metálica. Todas las cajas se colocaron en un cuarto de cría entre 22-25°C y luz natural. Se revisaron las plantas cuidadosamente por un período de 30 días, para observar el desarrollo de los picudos. Se determinaron cuales estadios larvales de *M. quadrilincatus* eran parasitados y el tiempo límite para la salida a empupar de los parasitoides. Una vez determinado esto se cambió la clasificación de las larvas a grandes o pequeñas, siendo grandes las que podían estar parasitadas y pequeñas las larvas que no tenían probabilidad de llegar parasitadas del campo. Las larvas guardadas se examinaron a los 15 días. Se recolectaron los puparios de *Admontia* sp. del grupo total de larvas grandes provenientes de muestreos y recolecciones, y se obtuvo el porcentaje de parasitismo por muestreo y localidad. Los puparios de *Admontia* sp. que se hallaron fueron guardados, en condiciones de humedad alta en papel toalla humedecido a una temperatura entre 18 y 20°C. Las larvas no parasitadas luego de los 15 días fueron guardadas en la misma caja entomológica y en sus plantas para ser revisadas 15 días después.

Para determinar el tiempo de colonización de plantas caídas al suelo e identificar las características favorables del microhábitat para *M. quadrilincatus* y *Admontia* sp. en los tres bosques, se colocaron en el suelo grupos de bromelias bajadas de los árboles. Se examinaron las plantas para comprobar que no fueran infestadas. El lugar se marcó y observó cada 15 días. Se tomaron datos de infestación por *M. quadrilincatus* constituido por larvas y capullos de picudos. Además del tiempo promedio de colonización de un grupo de bromelias, se observaron características de humedad del ambiente, humedad entre plantas, posición de las plantas, cantidad de sombra sobre las plantas y otros factores que

causaron la descomposición de las bromelias. El número de plantas colocadas no se determinó exactamente por el constante crecimiento de nuevas plantas en el grupo. Sin embargo, se contabilizó un grupo aproximado de 100 bromelias de las especies más atacadas por el picudo. Los muestreos de los grupos de plantas se hicieron tomando 10% de las plantas al azar de todo el grupo y examinándolas muy cuidadosamente entre las hojas y el tallo. Una vez que se alcanzó un alto nivel de infestación de más de 30%, se esperó que las larvas estuvieran en un estadio avanzado (cuarto o quinto) para extraerlas del campo. Se recolectaron las larvas o pupas de *M. quadrilineatus* y *Admontia* sp., las cuales fueron llevadas al laboratorio en sus mismas plantas nativas. También se registró el número de plantas infestadas y no infestadas por especie. Una vez en el laboratorio se contaron las larvas por planta.

Las recolecciones no cuantitativas se realizaron los mismos días de muestreos cuantitativos. Se buscaron específicamente grupos de plantas que reunían ciertas características, por ejemplo alta humedad entre plantas, que no estuvieran en posición vertical pues así contenían agua depositada entre sus hojas, y que tuvieran un determinado tiempo de haber caído del árbol. La determinación de este tiempo dependía de factores ambientales como la cantidad de humedad del ambiente, la cantidad de luz que incidía sobre las plantas, la temperatura y del número de bromelias que constituían el grupo de plantas caídas. Otra señal observada fue un color más oscuro en sus hojas al ser dañadas por las larvas del picudo cuando estas hacen túneles en el interior del tallo. Se prefirió llevar larvas en estadios avanzados (cuarto y quinto) al laboratorio. Las larvas de estas recolecciones fueron llevadas al laboratorio y tratadas igual que las larvas de los muestreos cuantitativos, para incrementar los tamaños de muestra que fueron usados para cuantificar el parasitismo por *Admontia* sp.

Los porcentajes de infestación y parasitismo fueron comparados por medio de la prueba de homogeneidad de proporciones (Marascuilo y Serlin, 1988).

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontró *M. quadrilineatus* en las siguientes plantas hospederas: *Tillandsia standleyi* L. B. Smith, *Tillandsia ponderosa* L. B. Smith, *Tillandsia guatemalensis* L. B. Smith, *Catopsis morreniana* Mez, *Catopsis bahnii* L. B. Smith y *Vriesea nephrolepis* L. B. Smith et Pittendrigh. Todas las plantas fueron determinadas por el Profesor Antonio Molina del Herbario Paul Standley de la Escuela Agrícola Panamericana. Los porcentajes de infestación de septiembre de 1996 a enero de 1997, entre todas las especies fueron significativamente diferentes. *M. quadrilineatus* tuvo mayor preferencia por *T. standleyi* y *T. ponderosa* (Cuadro 1).

Las especies más abundantes en la zona de pino fueron *C. bahnii*, *C. morreniana* y *T. standleyi*. Es muy importante y fácil de observar que dentro de la zona de pino hay tres

substratos marcados por altas poblaciones de estas tres especies de bromelias. En orden ascendente *C. hahnii* es la primera en aparecer, luego *C. morreniana* y al final con *T. standleyi* poblando los pinos que están a mayor altura. Tanto *V. nephrolepis* como *T. ponderosa* están distribuidas de manera uniforme en la zona de bosque latifoliado y transición entre bosque de pino y bosque latifoliado. Estas dos especies tienen un crecimiento poblacional lento y solitario y un número muy reducido de individuos por área; no se los puede encontrar en grandes grupos como las tres especies de la zona de pino. *T. ponderosa* es la más grande de las bromelias en los tres bosques por lo que alojó la mayor cantidad de larvas, hasta ocho por planta. La segunda más grande es *T. standleyi*. En esta especie se encontraron hasta seis larvas por planta, pero en más del 80% de las plantas infestadas se encontró una larva por planta. En la zona de bosque de pino, *T. standleyi* tiende a cubrir casi toda la superficie de ramas y troncos. Esto permitió encontrar grupos de gran tamaño, con 100 a 300 plantas. Estos grupos grandes tendieron a ser infestados por *M. quadrilineatus* con mayor facilidad por la cantidad de humedad que se mantiene entre las plantas.

Cuadro 1. Porcentaje de infestación y porcentaje de parasitismo de larvas de *Metamasius quadrilineatus*, en especies de bromelias en el piso en Cerro Moncerrato, Cerro Apalagua y Cerro Uyuca, Honduras, de septiembre de 1996 a enero de 1997.

Especies de bromelias	% infestación	n	% parasitismo	n
<i>Tillandsia standleyi</i>	20.6	6,795	20.7	574
<i>Tillandsia guatemalensis</i>	11.8	123	16.7	12
<i>Tillandsia ponderosa</i>	37.5	88	3.1	33
<i>Vriesea nephrolepis</i>	9.9	568	25.1	20
<i>Catopsis morreniana</i>	8.7	2,329	24.2	66
<i>Catopsis hahnii</i>	2.8	107	0	4

No todas las bromelias caídas de los árboles son susceptibles al ataque de *M. quadrilineatus*. Solo bromelias que no tienen agua acumulada entre sus hojas son infestadas y para eso su ápice tiene que estar ligera o totalmente inclinado hacia abajo (Fig. 5). En los grupos de bromelias caídos al suelo hay plantas que continúan creciendo con su ápice dirigido hacia arriba, mientras otras comienzan un lento proceso de descomposición. Son estas últimas plantas las que prefiere *M. quadrilineatus* para colocar sus huevos. En plantas paradas (Fig. 6) con agua entre sus hojas las larvas mueren ahogadas ya que sus túneles se llenan de agua. Los picudos recorren las plantas y ovipositan en la base de las hojas, haciendo una herida e introduciendo el huevo entre las células del parénquima, con



Figura 5. Bromelias aptas para infestación por *Metamasius quadrimaculatus*.



Figura 6. Bromelias no aptas para infestación por *Motamasius quadrilineatus*.

lo que asegura la humedad necesaria durante el período de incubación. Las plantas que están en crecimiento o que permanecen sanas y son atacadas secretan un gel en los tejidos dañados, y esta sustancia mata las larvas del picudo. Por esta razón una larva pequeña no puede atacar exitosamente una planta sana.

Al inicio de la investigación se determinó que la población de *M. quadrilineatus* se encontraba en su totalidad en plantas en el suelo, ya que las plantas sobre las ramas permanecían en constante crecimiento y con agua acumulada entre sus hojas. Sin embargo, durante la época seca fue casi imposible encontrar plantas en el suelo del bosque. Se realizaron nuevamente muestreos de bromelias sobre los árboles y se encontró que el rápido crecimiento en número de bromelias hacía que las plantas más viejas inclinaran sus ápices, botaran el agua y el estrés hídrico bajara las defensas de la planta y permitiera la entrada de la larva de *M. quadrilineatus*.

Los grupos de plantas caídos al suelo del bosque requirieron un mínimo de dos meses hasta tener larvas grandes de *M. quadrilineatus*. Mientras menor humedad se almacenó entre las plantas este tiempo aumentó, llegando a pasar de cinco meses en el suelo grupos de plantas sin que se infesten del picudo. Esto fue comprobado en los tres bosques.

La variación estacional en la proporción de plantas infestadas por larvas de *M. quadrilineatus* fue similar a través del tiempo en los tres bosques (Figs. 7-9). Debido a que los muestreos se iniciaron en septiembre de 1996, se especula que el aumento de la población inició un mes después de las lluvias de junio de 1996, igual que sucedió en julio de 1997. Los picos de crecimiento poblacional se dieron en agosto y septiembre de 1996 y agosto, septiembre y parte de octubre de 1997. En octubre de 1996 terminaron las lluvias, comenzó una disminución de bromelias en el suelo de los bosques y la proporción de plantas infestadas llegó a 0% al final de febrero. En 1997 las primeras bromelias infestadas parecieron en mayo, pero los niveles de infestación no comenzaron a aumentar hasta julio, un mes después de las primeras lluvias. La infestación de bromelias por larvas de *M. quadrilineatus* en Cerro Moncerrato aumentó seis veces desde el 31 de mayo hasta el 22 de septiembre. En el Cerro Apalagua la infestación aumentó 8.3 veces desde el 24 de mayo hasta el 15 de septiembre. En Cerro Uyuca la infestación aumentó 5.4 veces desde el 23 de mayo hasta el 23 de septiembre.

El nivel máximo de infestación en Cerro Moncerrato alcanzó 25% el 20 de septiembre de 1996 y 22% el 25 de julio y el 22 de septiembre de 1997. En Cerro Apalagua la máxima infestación fue registrada en 52.5% el 5 de octubre de 1996 y 35% el 15 de septiembre de 1997. El 22 de septiembre de 1996 en Cerro Uyuca la máxima infestación alcanzó 38% y 31.3% el 23 de septiembre de 1997.

De manera similar a la proporción de infestación de bromelias, la estacionalidad del porcentaje de parasitismo por *Admontia* sp. fue similar a través del tiempo en los tres bosques (Figs. 10-12). Los niveles más altos de parasitismo se presentaron entre octubre y noviembre de 1996 y julio, agosto y septiembre 1997. El parasitismo en Cerro Moncerrato alcanzó 25% en inicios de octubre de 1996 y 25% a mediados de agosto de 1997. En

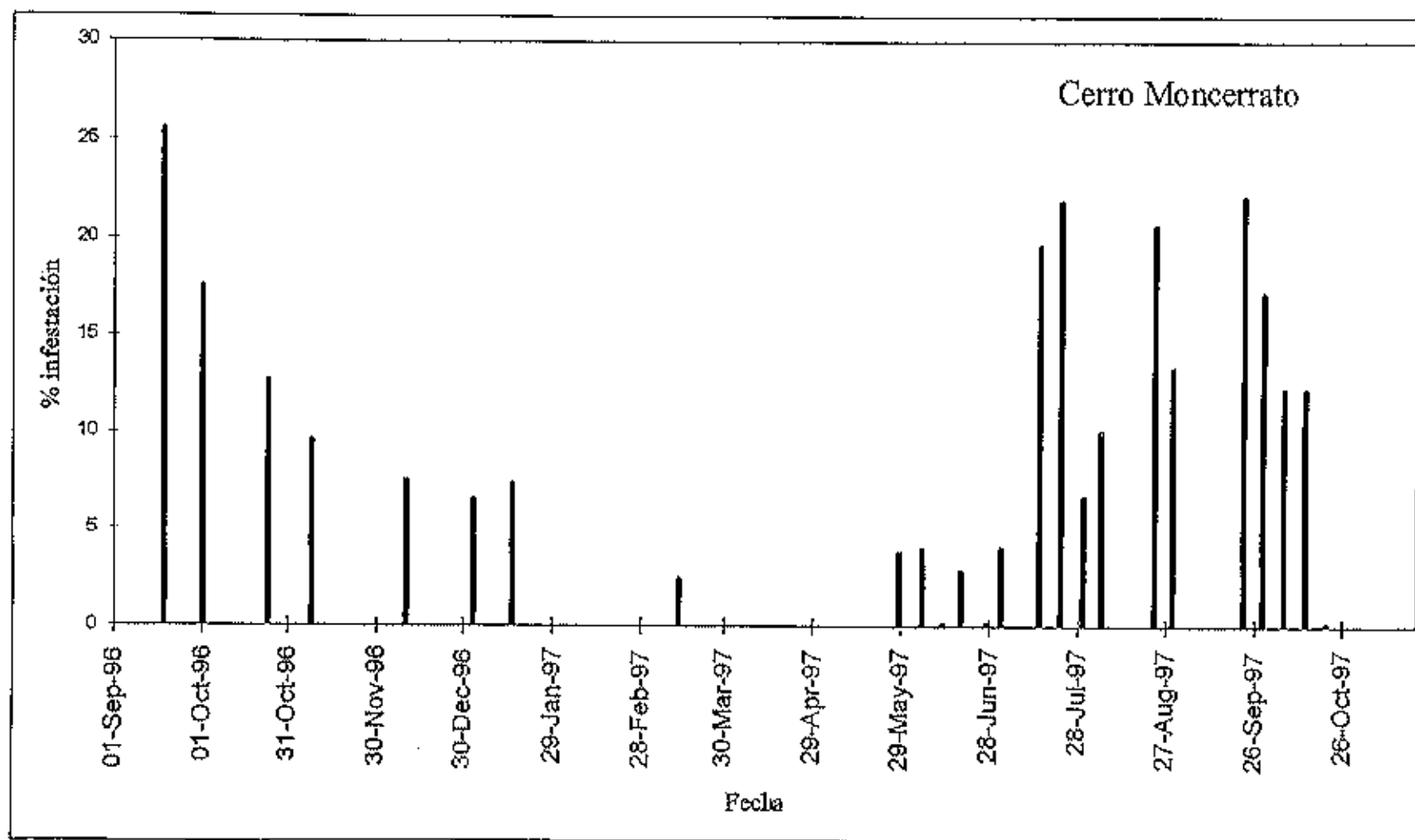


Figura 7. Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de *Metamasius quadrilineatus* en el Cerro Moncerrato.

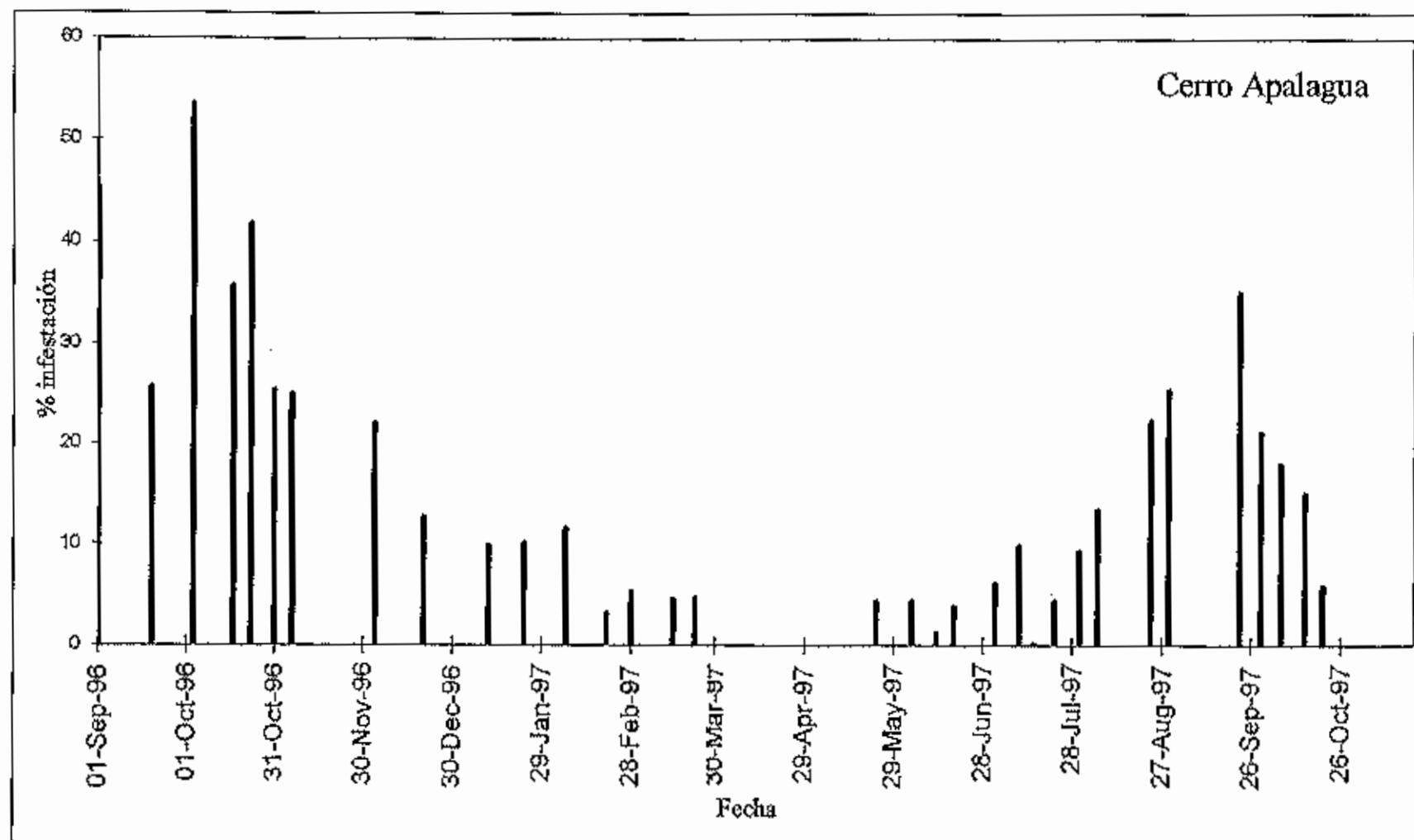


Figura 8. Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de *Metamasius quadrilineatus* en el Cerro Apalagua.

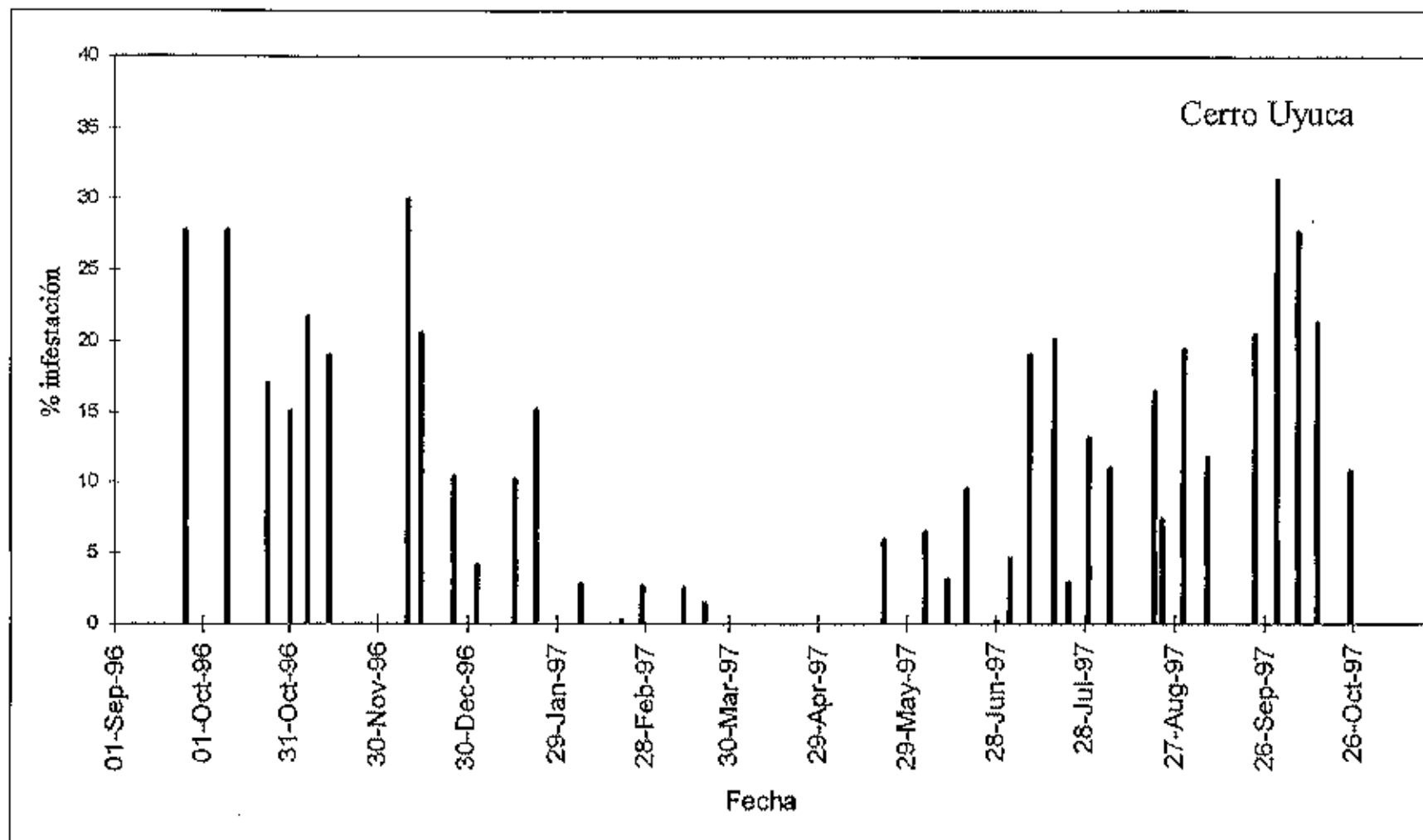


Figura 9. Porcentaje de infestación de bromelias en el piso por larvas de *Metamasius quadrilineatus* en el Cerro Uyuca.

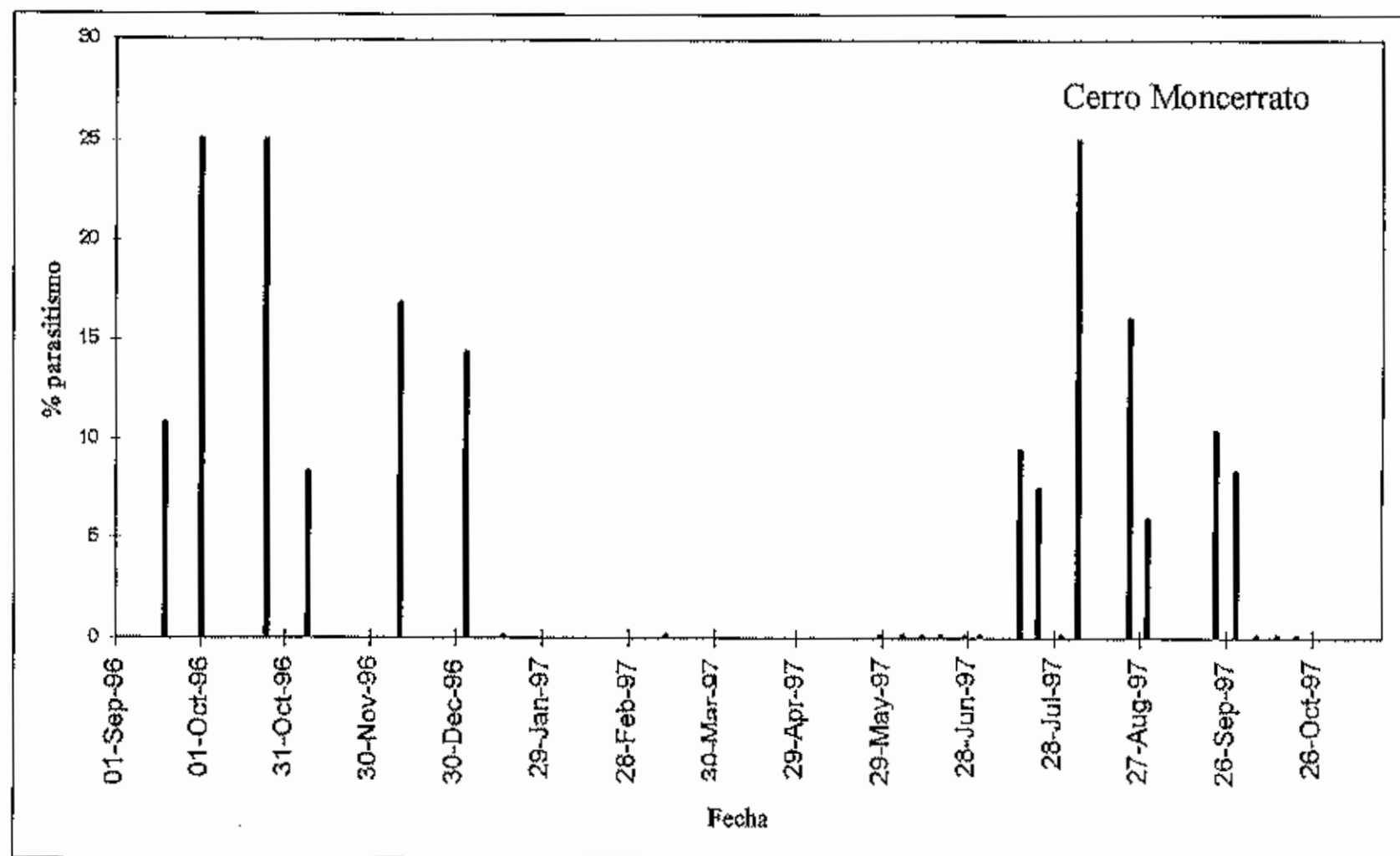


Figura 10. Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de *Metamasius quadrilineatus* por *Admontia* sp. en bromelias en el piso en el Cerro Moncerrato.

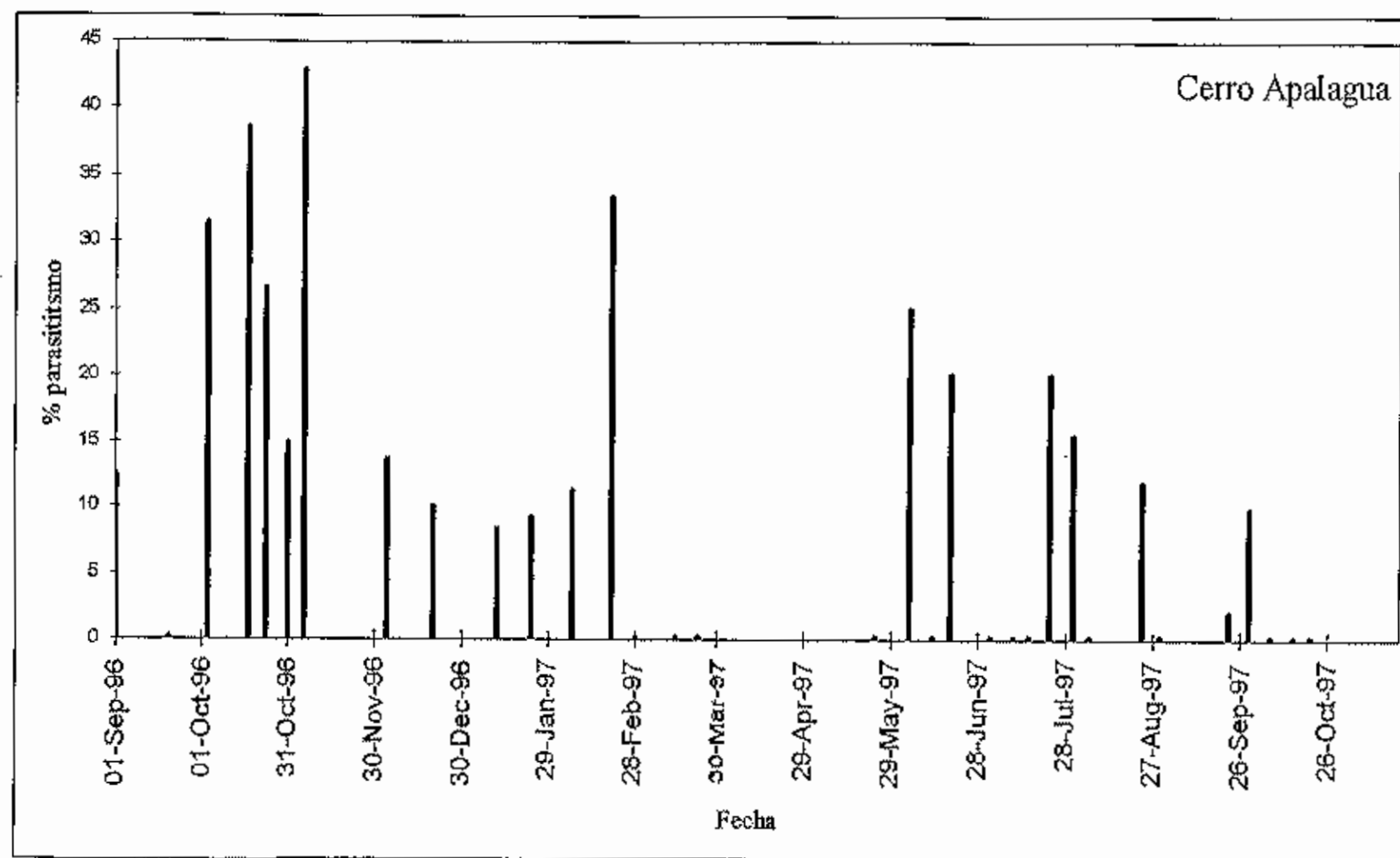


Figura 11. Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de *Metamasius quadrilineatus* por *Admontia* sp. en bromelias en el piso en el Cerro Apalagua.

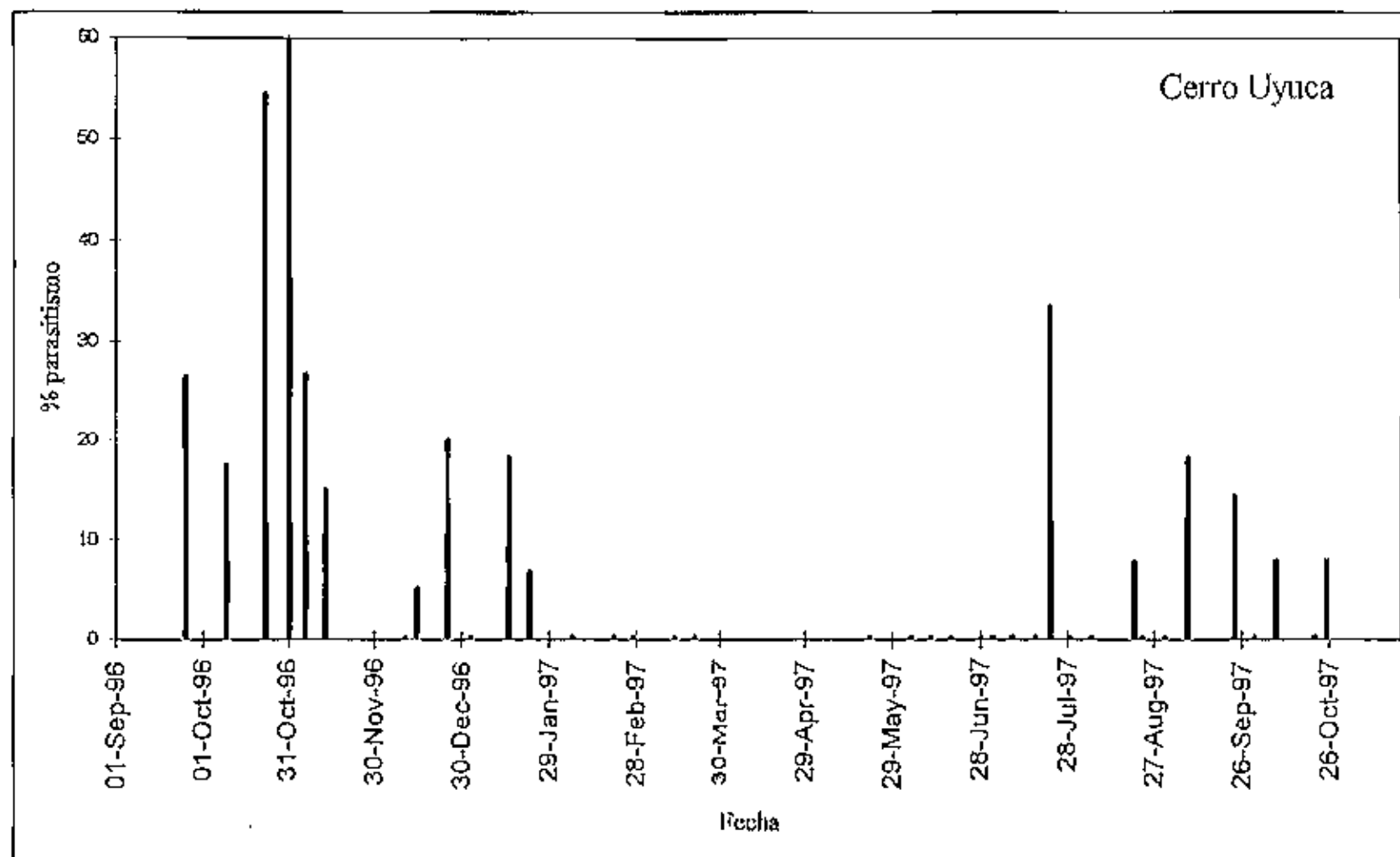


Figura 12. Porcentaje de parasitismo en larvas grandes de *Metamorphus quadrilineatus* por *Admonia* sp. en bromelias en el piso en el Cerro Uyuca.

Apalagua el parasitismo alcanzó 42% a finales de octubre de 1996, pero solamente 20% a finales de julio de 1997. A finales de octubre de 1996 en Cerro Uyuca alcanzó 60%, pero solamente 34% a finales de julio 1997. Luego de noviembre de 1996 los niveles descendieron hasta alcanzar 0% en enero en Cerro Moncerrato y Cerro Uyuca y en marzo en Cerro Apalagua. Desde febrero hasta agosto de 1997 no se encontraron hospederos parasitados en Cerro Moncerrato y Cerro Uyuca, mientras que en el Cerro Apalagua, se encontraron los primeros hospederos parasitados en junio.

Durante el período de septiembre de 1996 a enero de 1997 los porcentajes de parasitismo por especie de bromelia fueron significativamente diferentes entre sí (Cuadro 1). Aunque hubo mayor infestación en *T. ponderosa*, el porcentaje de parasitismo de larvas de *M. quadrilineatus* en esta especie fue menor a 10%. *C. morrenjans* y *V. nephrolepis* fueron poco infestadas, pero el porcentaje de parasitismo en estas especies fue de 25%. *T. standleyi* tuvo un porcentaje de infestación alto y un porcentaje de parasitismo también alto, mientras que *C. bahajii* tuvo baja infestación y 0% de parasitismo.

En los momentos de mayor infestación por larvas del picudo, el parasitoide presentó sus mayores niveles de parasitismo. El análisis de regresión demostró que en cada bosque la relación fue positiva (Fig. 13). Esto quiere decir que a medida que aumentó el porcentaje de bromelias infestadas, también aumentó el porcentaje de parasitismo de las larvas del picudo. Sin embargo, la variación fue errática tal que las correlaciones, aunque significativas, no fueron muy fuertes. Los valores de R^2 fueron disminuidos por altos niveles de infestación acompañados de bajos niveles de parasitismo en los tres cerros. Esto pudo ser causado por los cambios en la distribución de las lluvias desde julio de 1997 a octubre de 1997, ya que las lluvias en 1996 fueron regulares desde finales de junio hasta finales de noviembre, mientras que en 1997 las lluvias terminaron a mediados de septiembre.

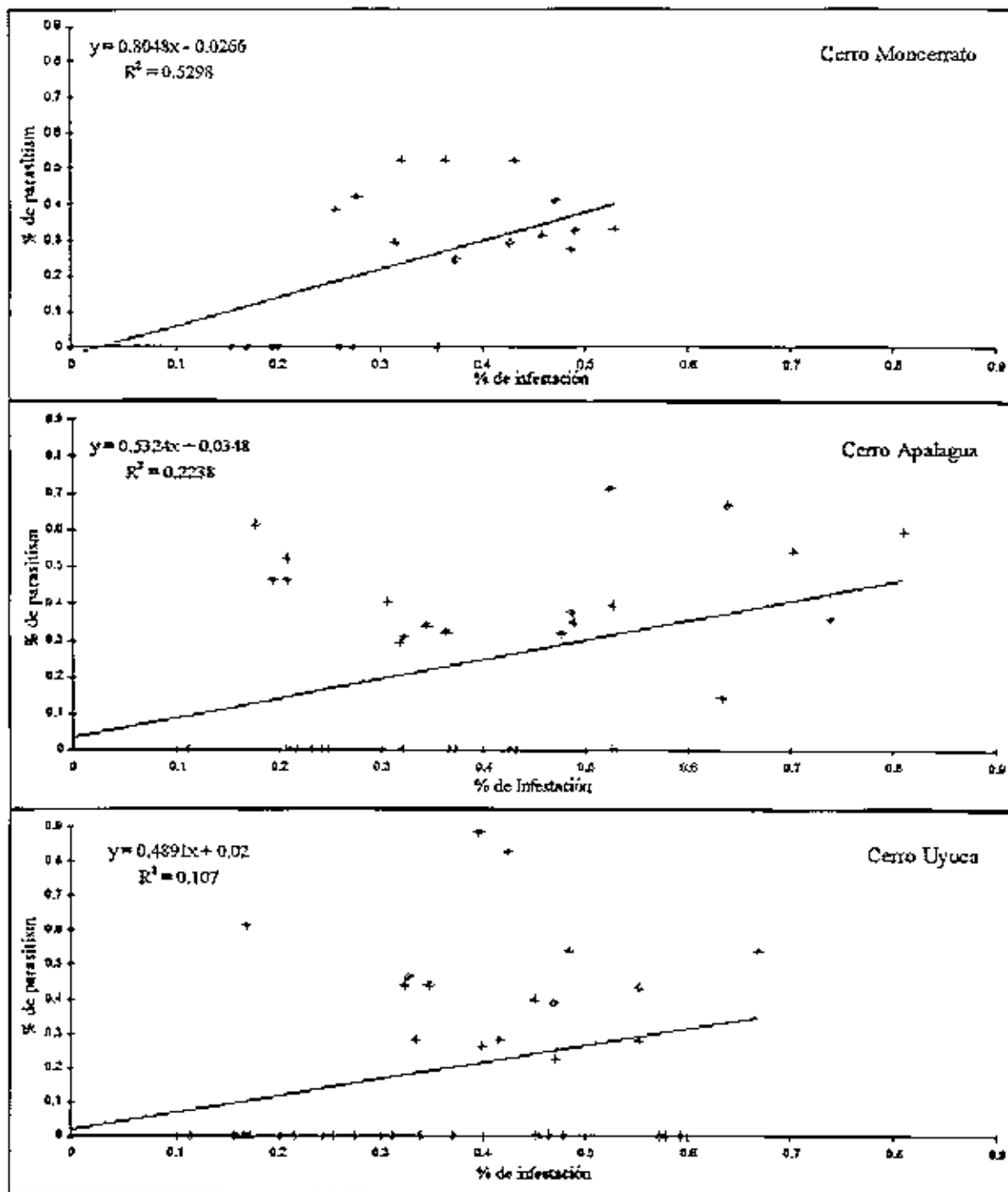


Figura 13. Relación entre porcentaje de infestación por larvas de *Metamasius quadrilineatus* y porcentaje de parasitismo por *Admonilla* sp. en tres bosques nublados de Honduras.

IV. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CRIANZA DE *ADMONTIA* SP. EN EL LABORATORIO

4.1. INTRODUCCIÓN

Todos los conocimientos de biología del hospedero y su parasitoide sirven para desarrollar en el laboratorio métodos de crianza de estos insectos. En este capítulo se discuten las actividades que se realizaron en el laboratorio con el fin de determinar la biología reproductiva, métodos de crianza en el laboratorio y para determinar si *Admontia* sp. parasita a *M. callizona*.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para determinar en cuál estadio larval el hospedero era parasitado, durante los primeros cinco meses de la investigación todas las larvas de todos los estadios fueron monitoreadas individualmente en el laboratorio como se explicó en el Capítulo III. Guiados por los códigos asignados a cada larva al llegar al laboratorio, se llevó un registro cada dos semanas del desarrollo larval. Se llenó una hoja de datos (Anexo 1). En esta hoja se registró el tamaño de la larva en una escala visual del I al VI, siendo I las larvas de primer estadio larval y VI el último. Con el estereoscopio se midieron los anchos de las cápsulas cefálicas de 40 larvas de todos los estadios para construir la escala visual de tamaños larvales (Cuadro 2).

Para obtener los puparios de *Admontia* sp., se revisaron entre 15-20 días después de llegar al laboratorio todas las bromelias hoja por hoja. Todos los puparios fueron colocados entre papel toalla blanco con las condiciones anteriormente explicadas y llevados a una caja entomológica.

Para determinar el tiempo en pupario de *Admontia* sp., se examinaron larvas grandes de *M. quadrilineatus* todos los días hasta ver si la larva de *Admontia* sp. se encontraba en el hospedero, viendo las mandíbulas del parasitoide a través de la cutícula de *M. quadrilineatus*. Se separó al hospedero, con el parasitoide, de la planta y se lo colocó en una caja petri con papel toalla blanco y húmedo. El hospedero se observó hasta que salió la

larva del parasitoide. Se registró la fecha en que empupó la larva de *Admontia* sp. y la fecha en que salió el parasitoide adulto.

Cuadro 2. Rangos en milímetros de los anchos de cápsulas cefálicas de seis tamaños larvales de *Metamasius quadrilineatus*.

Escala Visual	Rango
I	0.5-0.69 mm ^a
II	0.7-0.96 mm
III	0.98-1.37 mm
IV	1.38-1.92 mm
V	1.92-2.68 mm
VI	2.69-3.67 mm ^b

^a Primer estadio larval

^b Último estadio larval

Pocas horas después de su emergencia, las moscas fueron llevadas a cajas entomológicas en donde se colocaron machos y hembras juntos con bromelias no infestadas. En el interior de las cajas se colocaron tres tipos de alimento impregnados en diferentes tiras de papel toalla blanco: néctar artificial para mariposas¹; néctar artificial para picafllores² hecho de sacarosa, dextrosa, ácido tartárico y colorantes artificiales; una mezcla de 93% miel de abeja, 5% de proteína de soya y 2% de levadura; se colocaron las tiras de papel toalla sobre las hojas de las bromelias. La caja permaneció en un cuarto a una temperatura entre 17-19°C y humedad relativa entre 90-93%. La caja recibió exposición directa a los rayos del sol por dos horas diarias. Se tomó el tiempo de vida de 10 moscas para determinar su longevidad dentro del laboratorio. Los adultos fueron marcados recortando un pedazo muy pequeño de sus alas para poder distinguirlos.

Se determinó el número y tamaño de huevos en tres hembras de 10 a 12 horas de emergencia y ocho hembras de 10-15 días de emergencia. Se abrieron sus abdómenes en agua destilada para evitar la deshidratación de los órganos. Con un estereoscopio se midió el largo y ancho de cinco huevos por hembra y se contabilizaron todos los huevos. Los

¹ Butterfly Nectar, ACB Nature Products, Inc., P.O. Box 277, West Kingston, RI 002892 USA.

² Instant Nectar for Hummingbirds, Perky-Pet Brand, 2201 S. Wabash St., Denver, CO 80231 USA.

huevos de hembras de *Admontia* sp. de 10-15 días de emergencia se colocaron en un papel filtro húmedo dentro de una caja petri. Los huevos permanecieron en esas condiciones por dos semanas y se hicieron observaciones diarias. La mitad de los huevos se guardaron en completa oscuridad a temperatura entre 17-19°C y la otra mitad a temperaturas de 25-27°C, también a completa oscuridad.

Para intentar lograr parasitismo y observar el comportamiento de adultos en el laboratorio, se colocaron hembras y machos de *Admontia* sp. en una caja entomológica con plantas infestadas por larvas de *M. quadrilineatus*. Un total de 45 plantas expuestas contenían una larva por planta de diferentes estadios. De las 45 larvas, 15 fueron colocadas en tallos de bromelias sin hojas e introducidos en frascos de vidrio, pero accesibles a las moscas. Las plantas que contenían las otras 30 larvas fueron completas. El material vegetal fue marcado con una "P" si contenía una larva de tamaño I, II o III o una "G" si contenía una larva de tamaño IV, V o VI. Todas las larvas de *M. quadrilineatus* que se utilizaron para exposición a moscas fueron recolectadas de primer o segundo estadio, y criadas en el laboratorio. Esto aseguró que no fueron parasitadas en el campo. Las moscas que se utilizaron tuvieron entre 10-15 días de vida adulta y se mantuvieron aisladas en una caja entomológica con los tres tipos de alimento mencionados anteriormente, temperatura de 17-19°C y humedad relativa entre 90-93%; también tuvieron exposición directa a los rayos del sol. Luego de colocar las plantas infestadas en el interior de la caja entomológica se quitó el papel toalla que las recubría y se las humedeció dos veces por día con un nebulizador. Se realizaron observaciones durante una hora en la mañana entre 8:00-10:00 AM, una hora al medio día y una hora en la tarde antes de las 4:00 PM. Cada exposición duró diez días y las plantas fueron revisadas 30 días después de exposición para medir el porcentaje de parasitismo. Todas las plantas visitadas por moscas hembras durante las horas de observación fueron revisadas bajo el estereoscopio inmediatamente después de la salida de las moscas, para detectar la presencia de huevos del parasitoide. También se observó la actividad de las moscas en el interior de las plantas.

Se llevó a cabo un experimento para investigar los factores de plantas hospederas que influyen en la búsqueda del hospedero. Se unieron tres cajas entomológicas conectadas por sus ventanas laterales (Fig. 14) que permitieron el paso libre de las moscas a cualquiera de las tres cajas. Se probaron las preferencias de hembras de *Admontia* sp. por tres tipos de bromelias: bromelias sin daño y sin larvas (T1); bromelias con daño y larvas presentes (T2); bromelias con daño por *M. quadrilineatus*, pero sin la presencia de las larvas (T3). En la caja central se colocó ocho moscas con un promedio de 12 días de emergencia, junto con dos plantas de piñas en macetero en cuyas hojas se colgaron tiras de papel toalla impregnadas con los tres tipos de alimentos mencionados anteriormente. Las moscas permanecieron en la caja central, cuyas conexiones con los comportamientos laterales fueron tapados hasta el momento de la exposición. Quince bromelias del T1 fueron colocadas en una de las jaulas laterales y 15 bromelias del T2 fueron colocadas en la caja del otro extremo. Se abrieron durante 25 minutos las conexiones entre las tres cajas. Finalizado el tiempo se cerraron las conexiones y se contó el número de moscas en cada caja. Se hicieron ocho repeticiones con los mismos adultos. Igual se procedió para comparar T1 vs. T3 con ocho repeticiones y para comparar T2 vs. T3 cinco repeticiones.

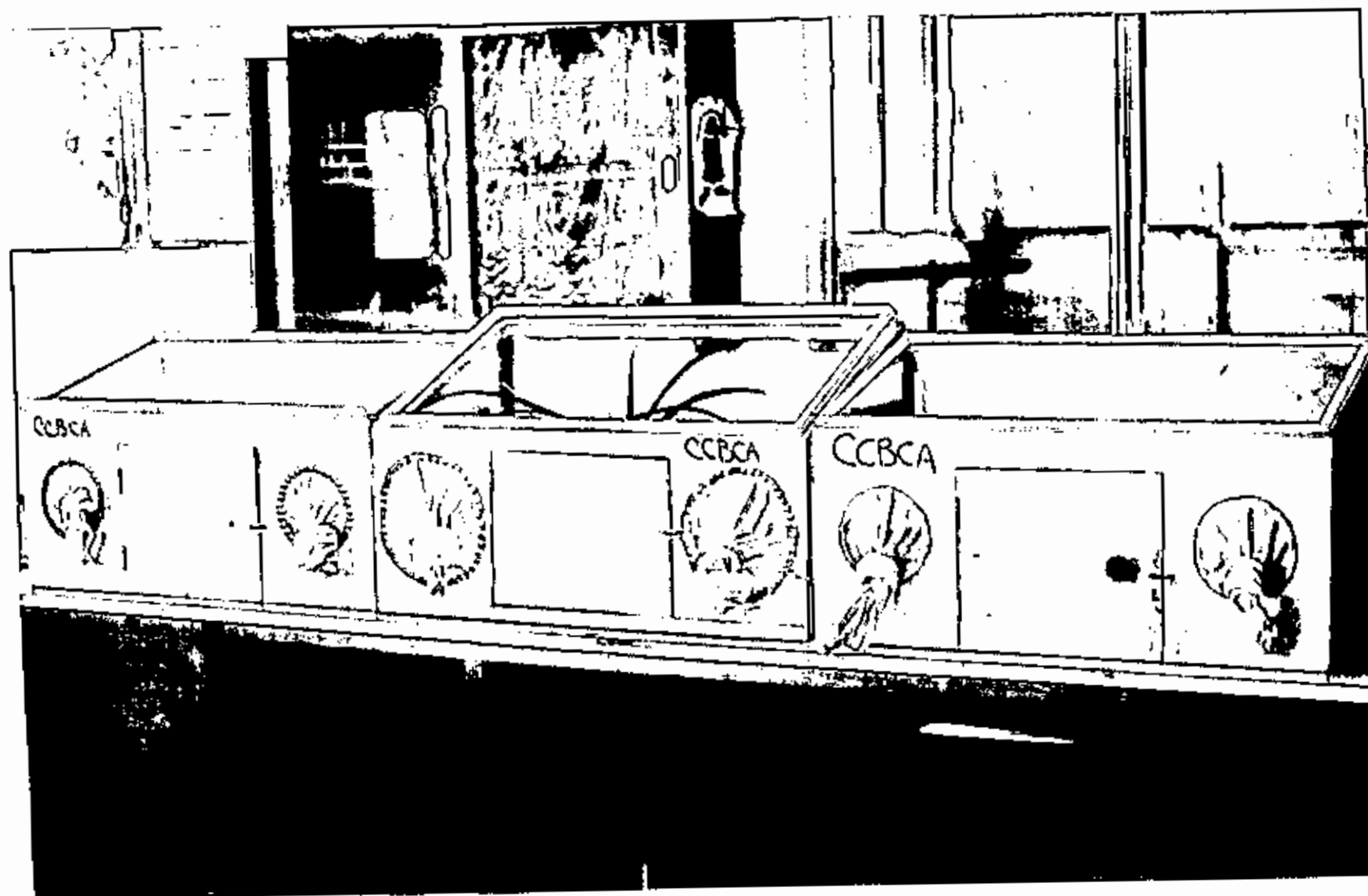


Figura 14. Cajas entomológicas conectadas por sus ventanas laterales.

Todas las comparaciones se hicieron durante seis días entre las 11:00 AM y la 1:00 PM para evitar el efecto de la luz sobre el comportamiento de las moscas. Las comparaciones T1 vs. T2 se realizaron durante los tres primeros días y las comparaciones T1 vs. T3 y T2 vs. T3 durante el cuarto, quinto y sexto día. Para analizar las diferencias entre tratamientos se utilizó una prueba de separación de medias usando el programa estadístico SAS.

Para determinar si la piña es planta hospedera para *Admontia* sp., se colocaron en el campo y en el laboratorio plantas de piña de tres tamaños: las coronas de los frutos (pequeñas); hijuelos de la base de la planta (medianas); plantas viejas cosechadas (grandes). Todas las plantas fueron recolectadas de una plantación de piña orgánica. Fueron colocados tres grupos de 50 plantas sanas en los tres bosques mencionados en el Capítulo III. Los grupos de plantas tuvieron las mismas características que requirieron las plantas nativas para su infestación. Las piñas fueron dejadas en el campo hasta tres meses y revisadas semanalmente. Las plantas de piña con larvas grandes infestadas en el campo fueron llevadas al laboratorio y tratadas igual que plantas nativas infestadas, para detectar niveles de parasitismo por *Admontia* sp. en plantas de piña. En el laboratorio fueron colocados dos grupos de 50 plantas en el interior de dos cajas de cartón de 40 x 40 x 40 cm e inoculadas con diez hembras y cinco machos de *M. quadrilineatus* por cada cartón. Los dos cartones fueron colocados en el interior de una jaula grande fabricada de malla metálica; la temperatura dentro de la jaula fue 22-26°C y humedad entre 85-90%. Todos los grupos fueron revisados semanalmente durante tres meses. Las plantas infestadas que se obtuvieron de los cartones fueron expuestas a adultos de *Admontia* sp. en cajas entomológicas.

Dos grupos de bromelias con larvas de *M. callizona* fueron colocados en el campo. El primer grupo de 17 *T. standleyi* infestadas por *M. quadrilineatus* fueron recolectadas en el Cerro Uyuca. Las larvas de *M. quadrilineatus* fueron extraídas para colocar larvas de *M. callizona* procedentes de una cría en la Universidad de Florida. Estas plantas previamente infestadas por *M. quadrilineatus* tuvieron mayor probabilidad de poseer larvas de *Admontia* sp. y ser más atractivas a las hembras adultas de *Admontia* sp. Esto aumentaba la probabilidad de parasitar las larvas de *M. callizona*. El 11 de septiembre las plantas fueron colocadas en el bosque del Cerro Uyuca en una canasta con fondo plano para evitar que las larvas puedan salir por abajo. Se roció con agua las plantas y se cubrió la mitad de la parte superior de la canasta con plástico negro para que no caiga lluvia y rayos solares directamente sobre las plantas. También se colocaron pequeñas ramas sobre la canasta para protegerla. Trece días después se retiró la canasta del bosque y se esperó cinco días más en el laboratorio para revisar si las larvas fueron parasitadas. El segundo grupo de diez larvas criadas en el laboratorio en bromelias naturales y en plantas de piña salieron de huevos colocados por hembras adultas de *M. callizona* enviadas de la Universidad de Florida. El 4 de octubre se llevaron al Cerro Uyuca siete larvas criadas en *T. standleyi* y tres larvas criadas en plantas de piña. Las plantas de piña se colocaron en la misma canasta del grupo anterior con iguales condiciones por 11 días. Todas las larvas llevadas al campo fueron de tamaños III y IV, los cuales son más susceptibles a parasitismo. Las plantas fueron retiradas del campo antes de 14 días para asegurar que ninguna larva pueda llegar a la etapa de adulto y pueda escapar de la canasta.

4.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Durante los primeros cinco meses de investigación ingresaron al laboratorio 913 larvas de *M. quadrilineatus* de todos los tamaños en la escala. Ciento treinta y tres (14.6%) de estas larvas fueron parasitadas en el campo; cuatro larvas fueron parasitadas subsecuentemente en el laboratorio. De las 133 larvas parasitadas en el campo, 131 fueron de tamaño IV, V y VI y solo dos fueron de tamaño III; ninguna larva de tamaño I y II ($n=107$) llegó del campo parasitada. Se puede reconocer una larva de *M. quadrilineatus* parasitada solo en el momento en que la larva parásita, totalmente desarrollada, está alimentándose de los tejidos de la larva hospedera. En este momento las mandíbulas del parasitoide son visibles a través de la cutícula del hospedero. Esto no permite realizar una clasificación temprana en el campo o en el laboratorio de larvas de *M. quadrilineatus* parasitadas.

Se encontró que existe superparasitismo por *Admontia* sp. Se observó una larva hospedera con cuatros larvas parásitas de diferentes estadios y dos larvas hospederas cada una con dos larvas parásitas de diferentes estadios. Es muy probable que las larvas parásitas de diferentes estadios en una larva de *M. quadrilineatus* pertenecieran a diferentes hembras adultas de *Admontia* sp. También, se encontraron cinco larvas hospederas cada una con dos larvas parasitadas de igual estadio. Esto se supo porque salieron los parasitoides al mismo tiempo y sus puparios fueron similares en tamaño.

El tiempo de permanencia de *Admontia* sp. en su pupario fue de 18 ± 2 días ($n=10$). La vida de un adulto fue en promedio 20 ± 2.1 días ($n=9$). El tiempo varió de acuerdo con la temperatura a la que se encontraron los adultos. A temperaturas mayores de 26°C no lograron vivir más de 10 días. La diferencia de tamaño entre la hembra y el macho fue aproximadamente de 1.5 : 1, respectivamente, en la mayoría de los casos. Se encontraron machos casi del mismo tamaño de la hembra, pero fueron reconocidos porque tuvieron sus abdómenes color café claro ventralmente y los segmentos abdominales más alargados y de menor diámetro, igual que todos los machos. Las hembras tienen el abdomen negro con bandas blancas dorsales en las separaciones de cada segmento abdominal (Fig. 2).

De los tres alimentos suministrados a las moscas, se observó una preferencia aparente sobre el néctar de mariposas. Sin embargo, los adultos de *Admontia* sp. utilizaron frecuentemente la mezcla de miel, proteína de soya y levadura.

Se observó la cópula de un macho y una hembra por dos ocasiones a las 9:30 AM. Durante el apareo de *Admontia* sp., el macho se colocó a un lado y detrás de la hembra de menos de 48 horas de emergencia, cortejando a la hembra con movimientos rápidos de sus alas de atrás hacia adelante. El se ubicó sobre ella varias ocasiones por dos a tres segundos y finalmente las dos moscas tomaron la posición de cópula, con la parte distal de los dos abdómenes unida durante 26 minutos en un caso y 20 minutos en el otro caso. Luego, las

hembras separaron a los machos, moviéndose y empujándolos con sus patas posteriores. Cuando se colocaron plantas muy destruidas por larvas de picudos en una caja entomológica con machos adultos, estos hicieron movimientos de cortejo aún sin la presencia de hembras. Se movieron por toda la caja, agitando sus alas de atrás hacia adelante muy cerca de las plantas infestadas. Es posible que el olor de plantas dañadas por *M. quadrilineatus* estimule sexualmente a los machos de *Admontia* sp.

Moscas hembras de más de 10 días de emergencia colocadas en una caja entomológica con bromelias infestadas recorrieron rápidamente por todas las plantas, tocando con su proboscis la base de las hojas. Una de las plantas con una larva grande fue visitada por dos moscas al mismo tiempo cerca de la entrada a la mina de la larva. Las moscas pararon sobre los desechos de la mina producida por la larva y se quedaron en ese lugar por 12 minutos. Esto fue observado a las 10:00 AM. Cuando las moscas se apartaron, se encontraron dos huevos blancos de 0,8 mm x 0,21 mm al parecer recién colocados. Los huevos se deshidrataron rápidamente a la luz del estereoscopio, pero se pudo observar estructuras, como intestinos y mandíbulas, de las larvas que se encontraban en el interior del huevo. También se observó al medio día la oviposición por una hembra que recorrió rápidamente casi toda una bromelia hasta llegar a la entrada de la mina producida por el picudo. Entre 5-10 minutos permaneció tocando con sus antenas la entrada de la mina. La hembra unió la parte distal del abdomen con la superficie de la hoja y colocó dos huevos. Se retiró la planta de la caja y se observó estructuras, bucales y abdominales, de las larvas parasitoides dentro de los huevos. Al intentar trasladar los dos huevos, se rompió el corión de los dos y se logró ver en el interior que ya estaban formadas las larvas.

Existieron diferencias de número y tamaño de huevos entre hembras recién emergidas y hembras de 10 a 15 días de vida adulta. Hembras entre 10-15 días de edad adulta contuvieron 15% más de huevos y sus huevos fueron 20% más largos y 11% más anchos que huevos de hembras entre 10-12 horas de edad adulta (Cuadro 3). El tamaño de huevos depositados en bromelias por hembras de *Admontia* sp. coincide con el tamaño de huevos extraídos de los abdomenes de hembras de 10-15 días de vida. Los huevos de las ocho hembras de *Admontia* sp. de 10 a 15 días de emergencia no lograron eclosionar. Luego de cinco días en platos petri con alta humedad, entraron en un proceso de descomposición. No se logró observar ninguna estructura en el interior de los huevos, posiblemente por que no fueron fertilizados.

Se lograron parasitar cinco larvas de *M. quadrilineatus* en el laboratorio. Dos larvas tamaño II ingresaron al laboratorio el 27 septiembre de 1996. Cinco días después, fueron revisadas e inmediatamente se quitaron las hojas de las bromelias hospederas. Solo los tallos con sus larvas fueron expuestos a moscas durante 10 días. El 11 de octubre se retiraron los tallos, que ya contenían una larva de tamaño IV y V cada una, a otra caja entomológica. El 28 de octubre se observaron dos puparios de *Admontia* sp. Otras dos larvas de *M. quadrilineatus* llegaron del campo el 23 de noviembre de 1996 en tamaño II y III; fueron colocadas en tallos de bromelias sin hojas e introducidos en frascos de vidrio. Cinco días después, fueron expuestas a hembras de *Admontia* sp. por 10 días en una caja entomológica. Fueron retiradas el 8 de diciembre de tamaño V y VI. Los tallos con larvas

fueron colocados en otra caja. El 26 de diciembre, se observaron los puparios de *Admontia* sp. De uno de los hospederos salieron cuatro larvas parasitoides; solo tres adultos llegaron a emerger de los cuatro puparios. Solo una larva parásita salió de la otra larva parasitada. La quinta larva parasitada en el laboratorio llegó el 17 de enero de 1997 de tamaño IV. El 1 de febrero la larva fue de tamaño VI y expuesta a hembras de *Admontia* sp. por 10 días. La larva del parasitoide salió el 4 de marzo, de la pupa ya formada de *M. quadrilincatus*. Estos casos de parasitismo demuestran que el tiempo de desarrollo larval de *Admontia* sp. es de 18 a 22 días. Se supone que la quinta larva no llegó parasitada del campo, a pesar de ser de un tamaño IV, porque pasó 47 días en el laboratorio antes de la salida del parasitoide. Además, la larva parásita salió cuando la pupa ya estaba formada, lo que indica que la larva de *M. quadrilincatus* fue posiblemente parasitada en su último estadio larval.

Cuadro 3. Comparación de número y tamaño promedio de huevos entre dos edades de hembras de *Admontia* sp.

Edad de hembras	Huevos/hembra	Tamaño (mm) de huevos	
		Largo	Ancho
10-12 horas	191± 38.3 ($n=3$)	0.69± 0.09 ($n=15$)	0.18± 0.019 ($n=15$)
10-15 días	220± 36.6 ($n=8$)	0.83± 0.04 ($n=40$)	0.20± 0.021 ($n=40$)

Hubo una preferencia significativa ($P<0.05$) de las hembras de *Admontia* sp. hacia bromelias infestadas (T2) que a bromelias sanas (T1) (Cuadro 4). También, hembras mostraron una preferencia significativa ($P<0.05$) hacia bromelias dañadas sin larvas (T3) que a bromelias sanas (T1). No hubo una diferencia significativa ($P>0.05$) entre bromelias infestadas (T2) y bromelias dañadas sin larvas (T3). Es aparente que las hembras de *Admontia* sp., para encontrar a sus hospederos, se guiaron por sustancias volátiles emitidas por plantas dañadas por las larvas de *M. quadrilincatus*. Es muy poca la información que obtiene *Admontia* sp. directamente de las larvas hospederas para ubicar plantas hospederas. Es posible que esta información haya sido utilizada, solo una vez que fueron encontradas las plantas hospederas infestadas. Existe poca probabilidad de que las moscas se guíen hacia plantas infestadas por sonidos emitidos por la masticación de las larvas en el interior de las bromelias, para localizar plantas. Sin embargo, no descarta la posibilidad que las hembras utilicen los sonidos de masticación para detectar la presencia de una larva, y decidir ovipositar en la entrada de la mina.

En los tres bosques y el laboratorio se observó infestación de las plantas de piña por *M. quadrilincatus*, pero solo de plantas medianas y grandes. En el Cerro Uyuca se logró obtener hospederos parasitados en dos plantas de piña en diciembre de 1996. Se obtuvo

mayor grado de infestación y parasitismo al colocar plantas muertas en el bosque que colocar plantas sembradas en maceteros en jaulas en el laboratorio. El mayor problema en la crianza de *M. quadrilineatus* en plantas muertas de piña fue la extracción de las larvas del picudo o puparios del parasitoide, debido a la consistencia dura y fibrosa de las plantas. En la mayoría de los casos las plantas fueron infestadas por otros insectos que causaron una pudrición rápida de las plantas y esto mató más del 80% de las larvas del picudo ya existentes. Inclusive el tiempo de colonización de las plantas por el picudo es mayor que en bromelias del bosque. Sin embargo, las plantas de piña sembradas en maceteros son muy útiles en la crianza de *M. callizona*, en el interior del laboratorio.

Cuadro 4. Preferencia de hembras de *Admontia* sp. por tres tipos de bromelias. T1= bromelias sanas, T2= bromelias dañadas e infestadas por larvas de *Metamasius quadrilineatus* y T3= bromelias dañadas sin larvas.

x de hembras por caja ¹	
T1= 0.1 a	T2= 4.7 b
T1= 0.9 a	T3= 3.5 b
T2= 2.8 a	T3= 2.0 a

1. Promedios seguidos por diferentes letras dentro de la misma fila son significativamente diferentes ($\alpha=0.05$, Prueba de separación de medias)

No se ha logrado obtener larvas de *M. callizona* parasitadas por *Admontia* sp. De 27 larvas de *M. callizona* expuestas en el Cerro Uyuca, se recuperaron 20 larvas que empuparon en el laboratorio. Siete larvas de tamaño III y IV murieron en el interior de las plantas antes de terminar el tiempo de exposición.

V. CONCLUSIONES

El mayor porcentaje de la población de larvas de *M. quadrilineatus* se encuentra en bromelias caídas sobre el piso con sus meristemas inclinados hacia abajo, en la zona de bosque de *P. maximinoi*. Se hallan principalmente en dos especies de bromelias, *T. standleyi* y *T. ponderosa*. Grandes grupos de estas bromelias caen al suelo y son infestadas durante la estación lluviosa, de finales de junio a finales de noviembre. Los mayores porcentajes de parasitismo por *Admonitis* sp. son de julio hasta noviembre, en *C. morreniana*, *V. nephrolepis* y *T. standleyi*. El porcentaje de parasitismo está relacionado positivamente con la proporción de plantas infestadas por el picudo.

M. quadrilineatus difiere de *M. callizona* en su modo de ataque. *M. quadrilineatus* ataca principalmente bromelias en el piso que cayeron debido a la caída de la rama o corteza que utilizaron como sustrato; ocasionalmente plantas bajo estrés en los árboles son atacadas durante el verano. En contraste, *M. callizona* comúnmente ataca plantas sanas viviendo sobre las ramas de los árboles; en Florida, a menudo se encuentran muchas bromelias en el piso, las cuales cayeron porque sus tallos fueron minados y quebrados por las larvas de *M. callizona* (J.H. Frank, comunicación personal). Los síntomas de infestación por *M. quadrilineatus* se presentan primero como un color café en las hojas más viejas, mientras que bromelias atacadas por *M. callizona* tienen un color café y descomposición en las hojas más jóvenes y pequeñas (Frank y Thomas, 1994b). Esta diferencia se debe a que el adulto de *M. callizona* ataca la roseta central de bromelias, pero el adulto de *M. quadrilineatus* ataca en las partes bajas exteriores del tallo. Al igual que *M. callizona* (Frank y Thomas, 1994b), *M. quadrilineatus* también ataca ocasionalmente los escapos florales de bromelias.

Frank y Thomas (1994b) mencionan que la presencia de una sustancia gelatinosa frecuentemente es asociada con el minado de bromelias. Este gel producido en el lugar en donde se alimenta el adulto, también se observa en los tallos de bromelias sanas atacadas por *M. quadrilineatus*. La hembra de *M. quadrilineatus* coloca sus huevos cerca del lugar de su alimentación, por esto en las plantas sanas el gel sí afecta a las larvas del picudo, causando la muerte de las larvas recién eclosionadas. También, la producción inmediata de gel puede repeler las larvas de primer estadio cuando tratan de entrar en el tallo. *M. callizona* se alimenta en la parte baja del tallo, pero coloca sus huevos en la roseta de la planta, donde el flujo de gel es mínimo. J.H. Frank (comunicación personal) opina que el gel no es producido inmediatamente en el caso de *M. callizona*, tal que las larvas pueden entrar en los tallos de bromelias sanas; el gel es producido después, bloqueando la entrada de la mina y encerrando la larva que continúa minando la planta.

Admontia sp. parasita solo larvas de *M. quadrilineatus* de tamaño IV, V y VI. El tiempo de permanencia de la larva parásita dentro del hospedero está entre 18-22 días y luego permanece entre 18-21 días en el pupario, fuera del hospedero. Los adultos viven de 20 a 22 días con alimento. Las moscas hembras son fertilizadas durante sus primeros días de vida adulta. El período de incubación de huevos en la cavidad uterina de hembras adultas es menor a 15 días. Las hembras ovíparas ovipositan en la entrada al túnel hecho por las larvas de *M. quadrilineatus*. Las larvas parasitoides buscan al hospedero luego de emerger del huevo. Estas requieren de mucha humedad entre las hojas de la bromelia infestada para no morir. Las hembras de pocas horas de emergencia llegan a tener un promedio de 191 huevos, mientras que hembras entre 10-15 días de emergencia llegan a tener un promedio de 220 huevos, además sus huevos son 20% más largos y 11% más anchos que huevos de hembras entre 10-12 horas de emergencia. Existe superparasitismo por *Admontia* sp. ocasionalmente, con dos a cuatro larvas parasitoides por hospedero.

Las hembras adultas de *Admontia* sp. se sienten atraídas por plantas dañadas por larvas del picudo y no por bromelias sanas. Sienten igual atracción hacia plantas dañadas e infestadas por larvas del picudo que a plantas dañadas pero sin larva. Por lo tanto, probablemente son olores de las plantas dañadas por el picudo que producen la atracción. Las plantas de piña sirven como hospederas de *M. quadrilineatus* y de *Admontia* sp.

Para obtener adultos de *Admontia* sp. en el laboratorio antes del presente estudio, se dejaban las plantas con larvas del picudo por dos meses en una caja entomológica (R. Cave, comunicación personal). Durante este tiempo las moscas aparecían volando dentro de la caja de madera. El mayor problema de este método es que muchos adultos de *Admontia* sp. no emergen de sus puparios o no escapan de las plantas y muchas moscas y puparios son devoradas por depredadores como especies de Carabidae, Chilopoda y Arachnida. El método de cría actual consiste en retirar los puparios de las plantas 15 a 20 días después de la recolección. Se examinan las plantas hoja por hoja ya que las larvas de *Admontia* sp. empupan entre las hojas. Todos los puparios recolectados se llevan a una caja entomológica limpia y sin depredadores y con temperaturas de 20°C promedio. Todos los puparios se mantienen entre hojas de papel toalla húmedo. Estas condiciones controladas minimizan el número de moscas nacidas deformes, atacadas por depredadores y moscas muertas dentro del pupario afectadas por hongos y bacterias. Sin embargo, la humedad excesiva del papel toalla incrementa el número de pupas infectadas por bacterias u hongos. Se tiene que probar aun si *Admontia* sp. parasita o no larvas de *M. callizona*. Si la interpretación de J.H. Frank es correcta, la producción de gel después de entrar la larva de *M. callizona* en el tallo posiblemente dificultará el parasitismo de la larva por *Admontia* sp.

VI. RECOMENDACIONES

Las recolecciones de larvas parasitadas de *M. quadrilineatus* tienen que realizarse durante los meses de agosto a noviembre, en la franja de bosque con *P. maximinoi* y en las bromelias *T. standleyi* y *C. morreniana* que se encuentren con sus meristemas inclinadas hacia abajo y con humedad alta entre las plantas. Se debe preferir recolectar larvas con cápsulas cefálicas mayores de 1.38 mm de ancho. Estas larvas permanecerán por 20 días en sus plantas hospederas en una caja entomológica humedecidas constantemente, antes de la recolección de puparios de *Admontia* sp. Los puparios tienen que ser colocados entre hojas de papel toalla blanco humedecido, pero no saturado, y guardados adentro de una caja entomológica limpia a temperaturas entre 17 y 20°C. Luego de la emergencia, los parasitoides adultos deben ser llevados a jaulas grandes totalmente libres de arañas ya que estas son los mayores depredadores de las moscas. A esta jaulas tienen que llegar la luz solar directamente por una hora o más.

Creo que es de mucha utilidad extraer huevos de abdómenes de hembras fertilizadas de *Admontia* sp. con más de 10 días de emergencia, e incubarlos para obtener larvas vivas de primer estadio. La exposición de larvas de *M. callizona* a estas larvas parásitas puede ser a mi criterio el mejor método de crianza en laboratorio de *Admontia* sp.

Creo que la fertilización de las hembras de *Admontia* sp. es un punto muy importante. Hay que buscar las mejores condiciones para que la fertilización por machos se de. Tal vez sea necesario regular la cantidad de luz solar sobre los adultos ya que se observó que los adultos copularon cuando incidían rayos solares con la caja entomológica tanto en la mañana como en la tarde. La temperatura y humedad relativa también se debe regular por que *Admontia* sp. es muy sensible a los cambios.

VI. LITERATURA CITADA

- BELSHAW, R. 1993. Tachinid flies (Diptera: Tachinidae). Royal Entomological Society of London.
- BELSHAW, R. 1994. Life history characteristics of Tachinidae (Diptera) and their effect on polyphagy. *In*: Hawkins, B.A; Sheehan, W. (eds.). Parasitoid Community Ecology. Oxford University Press, Oxford, G.B. pp. 145-162.
- BRATTI, A.; COULIBALY, A.K. 1995. In vitro rearing of *Exorista larvarum* on tissue culture-based diets. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 74: 47-53
- BROWNING, H.W.; OATMAN, E.R. 1984. Intra- and interspecific relationships among some parasites of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology* 13: 516-551.
- CANTRELL, B.K.; CROSSKEY, R.W. 1989. Family Tachinidae. *In*: Evenhuis, N. C. (ed.). Catalogue of the Diptera of the Australasian and Oceanean Regions. Bishop. Museum Press, Honolulu and E.J. Brill, Leiden. pp. 733-784.
- CLAUSEN, C.P. 1972. Entomophagous Insects. Hafner, New York. pp. 431-484.
- CLEMENT, S.L.; RUBINK, W.L.; MCCARTNEY, D.A. 1986. Larviposition response of *Bonnetia compta* (Diptera: Tachinidae) to kairomone of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae). *Entomophaga* 31(1): 277-284.
- COLE, F.R. 1969. The Flies of Western North America. University of California Press, Berkeley. pp. 571-573
- CURRAN, C.H. 1927. Some new North American Diptera. *The Canadian Entomologist* 59: 294-297
- DAVID, H.; EASWARAMOORTHY, S; NANDAGOPAL, V.; KURUP, N.K.; SHANMUGASUNDARAM, M; SANTHALAKSHMI, G. 1988. Larvipositional behaviour of *Sturmiopsis inferens* Tns. (Tachinidae: Diptera) on sugarcane shoot borer in India. *Tropical Pest Management* 34(3): 267-270.
- FEENER D.H Jr; BROWN B.H. 1997. Diptera as Parasitoids. *Annual Review of Entomology* 42: 97-73.

- FRANK, J.H.; THOMAS, M.C. 1994a. The homeland of *Metamasius callizona*. *Journal of the Bromeliad Society* 44(4): 173-176.
- FRANK, J.H.; THOMAS, M.C. 1994b. *Metamasius callizona* (Chevrolat) (Coleoptera: Curculionidae), an immigrant pest, destroys bromeliads in Florida. *The Canadian Entomologist* 126: 673-682.
- GAULD, I.; BOLTON, B. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press. London.
- GODFRAY, H.C.J. 1993. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton. 473 pp.
- GOWDEY, C.C. 1923. The principal agricultural pests of Jamaica. *Department of Agriculture Jamaica, Entomological Bulletin* 2: 1-80.
- GROSS, H.R.; ROGERS C.E. 1995. Reproductive biology of *Eucelatoria rubentis* (Diptera: Tachinidae) reared on larvae of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Biological Control* 5: 285-289.
- GUIMARAES, J.H. 1971. Family Tachinidae (Larvaevoridae). A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, Sao Paulo, Brazil. pp. 1-333.
- HAGEN, K.S. 1964. Developmental stages of parasites. In: P. DeBach, (ed.), *Biological Control of Insect Pests and Weeds*, Reinhold: New York. pp.168-246.
- HERREBOUT, W.M. 1966. The fate of eggs of *Eucarcolia rutilla* Vill. (Diptera: Tachinidae) deposited upon the integument of the host. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 58: 340-55.
- KFIR R; GRAHAM, D.Y.; VAN VUUREN, R. 1989. An improved method for mass rearing *Paratheresia claripalpis* for biological control of lepidopteran stalk borers. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 51: 37-40.
- KUHLMANN, U. 1993. Technique for rearing tachinid parasitoids of the European earwig *Forficula auricularis*. *Biocontrol Science and Technology* 3: 475-480.
- LEM, V.; DIKE, M. 1992. Ecology of Infochemical Use by Natural Enemies in a Tritrophic Context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172.
- LEM, V.; WAECKERS, F.L.; DICKE, M. 1991. How to hunt for hiding hosts: the reliability-detectability problem in foraging parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology* 41: 202-213.

- MARASCUNLO, L.A.; SERLIN, R.C. 1988. Statistical Methods for the Social and Behavioral Sciences. W.H. Freeman and Co, New York.
- RICHARDS, O.W. 1940. The biology of the small white butterfly (*Pieris rapae*) with special reference to the factors controlling its abundance. *Journal of Animal Ecology* 9: 535-1.
- RODRIGUEZ DEL BOSQUE, L.A.; SMITH Jr., J.W. 1996. Rearing and biology of *Lydella jalisco* (Diptera: Tachinidae), a parasite of *Eoreuma loftini* (Lepidoptera: Pyralidae) from Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 89(1): 88-95.
- SABROSKY, C.W.; ARNAUD Jr., P.H. 1965. Family Tachinidae. In: A. Stone, C.W. Sabrosky, W.W. Wirth, R.H. Foote y J.R. Coulson (eds.). A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C. pp. 1068.
- SALT, G. 1968. The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biological Reviews* 43: 200-232.
- TRIPP, H. A. 1962. The relationships of *Spathimeigenia spinigera* Townsend (Diptera: Tachinidae) to its host, *Neodiprion swainei* Midd. (Hymenoptera: Diprionidae). *The Canadian Entomologist* 94: 809-818.
- WESELOH, R.M. 1983. Effects of multiple parasitism on the gypsy moth parasites *Apanteles melanoscclus* (Hymenoptera: Braconidae) and *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae). *Environmental Entomology* 12: 599-602.

Апехо 1

[illegible]