

UNIVERSIDAD RICARDO PALMA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA ACADÉMICO PROFESIONAL DE BIOLOGÍA



“Efecto de la Temperatura en la Biología y Comportamiento de *Diglyphus begini* (Ashmead, 1904) (Hymenoptera: Eulophidae), un Ectoparasitoide de *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzidae)”

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO PROFESIONAL DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA

Presentado por:

Jaqueline Rocío Garcia Orosco

Lima - Perú

2014

A mi Papá,

por ser mi ejemplo de vida y

mi apoyo incondicional.

A mi mamá,

por su apoyo, confianza y motivación

durante este largo camino.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Internacional de la Papa, en la persona del Dr. Jurgen Kroschel, por haberme brindado la oportunidad y facilidades para el desarrollo de la presente investigación.

Mi más grande agradecimiento a la Mg. Sc. Norma Mujica, por darme la gran oportunidad de ingresar a esa institución y por otro lado por su asesoría, paciencia, apoyo y confianza durante el desarrollo de la presente investigación, así como a mi asesor que dedicó parte de su tiempo en orientarme en la elaboración de mi tesis.

A todos los miembros del área de Entomología: profesionales y técnicos, que me brindaron sus conocimientos y apoyo en el desarrollo de mi tesis, asimismo su compañerismo y amistad en todo momento.

RESUMEN

El efecto de la temperatura en la biología de *Diglyphus begini* (Ashmead, 1904) (Hymenoptera: Eulophidae) un ectoparasitoide de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzidae) y su potencial como agente de control biológico, fueron estudiados bajo condiciones de laboratorio (12L: 12O) a seis temperaturas constantes (10, 15, 20, 25, 30 y 35 °C) y a temperatura ambiente. La temperatura tuvo una profunda influencia en el desarrollo de inmaduros y en la longevidad, reproducción y ratio sexual de adultos de *D. begini*, los cuales se desarrollaron dentro del rango de 10 ° a 30 °C. Las ecuaciones no lineales describieron el desarrollo, supervivencia y oviposición dependiente de la temperatura para *D. begini*, y permitieron el desarrollo de un modelo fenológico global a temperaturas constantes y la simulación de los parámetros poblacionales. *D. begini* alcanzó la máxima tasa de reproducción neta y fecundidad total, así como la máxima tasa finita de incremento (1.12 hembras/hembra/día) y el más corto tiempo doble (6.1 días) a temperaturas entre 24 y 26 °C. La simulación del modelo fenológico a temperaturas fluctuantes indica que la población de *D. begini* podría potencialmente incrementarse con una tasa finita de 1.02 hembras/hembra/día, en un tiempo medio generacional de 22.2 días y un tiempo de duplicación de la población de 30.7 días. El modelo poblacional basado en la temperatura global de *D. begini* permitirá la predicción del potencial de crecimiento de la población y su dinámica estacional en distintas zonas agroecológicas. Las actividades de paralización ejercida por las hembras de *D. begini* en larvas del minador contribuyeron con un 42% adicional de mortalidad, demostrando su real potencial en el control natural de *L. huidobrensis*, lo cual lo hace un buen candidato en el control biológico de minadores dentro de una estrategia de manejo integrado de plagas.

ABSTRACT

The effect of temperature on the biology of *Diglyphus begini* (Ashmead, 1904) (Hymenoptera: Eulophidae) an ectoparasitoid of *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera: Agromyzadae) and its potential as a biological control agent, were studied under laboratory conditions (12L: 12D) at six constant temperatures (10, 15, 20, 25, 30 and 35 °C) and environmental temperature. Temperature had a deep influence on the development of immature and longevity, reproduction and sex ratio of *D. begini* adult, which developed within the range of 10 ° to 30 °C. Nonlinear equations described the development, survival and oviposition dependent of temperature for *D. begini*, and allowed the development of a global phenology model to constant temperatures and simulation of *D. begini* population parameters reached the maximum rate of reproduction and total fertility, as well as, the maximum finite rate of increase (1.12 females/female/day) and the shorter double time (6.1 days) at temperatures between 24 and 26 °C. The simulation of phenology model to fluctuating temperatures indicates that the population of *D. begini* potentially could be increased with a finite rate of 1.02 females/female/day at an average generation time of 22.2 days and a doubling time of the population of 30.7 days. The population model based on global temperature of *D. begini* allows the prediction of potential growth population and its seasonal dynamics in different agro-ecological zones. The paralyzation activities exerted by females of *D. begini* on leafminer larvae contributed an additional 42% mortality, showing their true potential in the natural control of *L. huidobrensis*, which makes it a good candidate for biological control of miners within a strategy of integrated pest management.

AGRADECIMIENTO

RESUMEN

ABSTRACT

1. CAPITULO I: INTRODUCCION	1
2. CAPITULO II: ANTECEDENTES	4
2.1. Aspectos generales de la mosca minadora <i>Liriomyza huidobrensis</i> Blanchard	4
2.1.1. Importancia de los Agromyzidae	4
2.1.2. La mosca minadora <i>Liriomyza huidobrensis</i> Blanchard	5
2.1.3. Clasificación taxonómica (Spencer, 1981)	5
2.1.4. Descripción	6
2.1.5. Ciclo biológico	6
2.1.6. Métodos de control	7
2.2. Control biológico	8
2.2.1. Parasitoides	8
2.2.2. Rol de los parasitoides en el control biológico de moscas minadoras	9
2.3. Aspectos generales del parasitoide <i>Diglyphus begini</i> (Ashmead)	11
2.3.1. Importancia	11
2.4. Clasificación Taxonómica	12
2.4.1. Sinonimia	12
2.4.2. Origen y Distribución	13
2.4.3. Hospederos	13
2.4.4. Descripción morfológica	13

3.3.4. Validación del modelo y simulación de los parámetros poblacionales	30
3.3.5. Análisis estadístico	30
4. CAPÍTULO IV: RESULTADOS	31
4.1. Efecto de la temperatura en el biología de <i>D. begini</i>	31
4.1.1. Efecto de la temperatura en el ciclo de desarrollo	31
4.1.2. Tasa de desarrollo en función de la temperatura	34
4.1.3. Efecto de la temperatura en la mortalidad de inmaduros	35
4.1.4. Efecto de la temperatura en la longevidad y la tasa de supervivencia de adultos	37
4.1.5. Tasa de supervivencia	39
4.1.6. Efecto de la temperatura en la reproducción	40
4.1.6.1. Periodos de reproducción	40
4.1.6.2. Curvas de fecundidad	42
4.1.7. Ratio sexual de la progenie	45
4.2. Observaciones sobre el comportamiento de los adultos de <i>D. begini</i>	46
4.2.1. Comportamiento del adulto hacia su hospedero	46
4.2.2. Partenogénesis	49
4.3. Modelo fenológico de <i>D. begini</i> dependiente de la temperatura	50
4.3.1. Desarrollo de los modelos dependientes de la temperatura de <i>D. begini</i>	50
4.3.1.1. Sub-modelos de la distribución del tiempo de desarrollo dependiente de la temperatura	50
4.3.1.2. Sub-modelos de la tasa de desarrollo dependiente de la temperatura	52

4.3.1.3. Sub-modelos de la mortalidad de inmaduros dependiente de la temperatura	53
4.3.1.4. Sub-modelos de la senescencia de adultos	56
4.3.1.5. Sub- modelos para la reproducción total	57
4.3.1.6. Sub-modelos de la frecuencia relativa de oviposición	59
4.3.2. Simulación de los parámetros poblacionales	60
4.3.3. Validación del modelo fenológico para <i>D. begini</i>	63
5. CAPÍTULO V: DISCUSIÓN	66
5.1. Efecto de la temperatura en el ciclo de vida de <i>D. begini</i>	66
5.2. Modelo fenológico dependiente de la temperatura para <i>D. begini</i>	68
5.3. Potencial de <i>D. begini</i> como agente de control biológico de <i>L. huidobrensis</i> .	70
6. CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES	73
7. CAPÍTULO VII: REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74
ANEXOS	

Relación de Tablas

- Tabla 1.** Desarrollo de Estadíos larvales de la “mosca minadora” (Sotomayor 1998).
- Tabla 2.** Duración promedio en días del ciclo de desarrollo (desde huevo hasta emergencia de adultos) de *Diglyphus begini* en larvas de *Liriomyza huidobrensis* a diferentes temperaturas constantes (promedio \pm error estándar).
- Tabla 3.** Umbral mínimo de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) estimados por regresión lineal para hembras y machos de *D. begini*.
- Tabla 4.** Tasa de mortalidad de los estados huevo, larval y pupal de *D. begini* a diferentes temperaturas constantes.
- Tabla 5.** Tiempo de vida promedio (días \pm Error Estándar) de adultos hembras y machos de *Diglyphus begini* a diferentes temperaturas constantes.
- Tabla 6.** Parámetros de oviposición de *Diglyphus begini* a diferentes temperaturas constantes.
- Tabla 7.** Parámetros observados obtenidos de la tabla de vida de *D. begini*, en temperaturas constantes.
- Tabla 8.** Resumen estadístico de la tabla de vida de *D. begini* con valores simulados y observados para tiempo de desarrollo, mortalidad y parámetros poblacionales.

Relación de Figuras

- Figura 1.** Secuencia de crianza masiva de *Liriomyza huidobrensis* en frijol.
- Figura 2.** Esquema de Crianza de *Diglyphus begini* en frijol.
- Figura 3.** Comparación de la duración promedio del ciclo de desarrollo entre hembras y machos de *Diglyphus begini* a cinco temperaturas constantes (NS=no significativo).
- Figura 4.** Secuencia de los estados inmaduros hasta la emergencia del adulto: A.- Huevo. B.- Estado larval. C.- Pupa exarate. D.- Adulto macho de *D. begini*.
- Figura 5.** Regresión lineal de la tasa de desarrollo para hembras y machos de *D. begini* entre los 15 y 30 °C de temperatura. (Puntos = datos observados; líneas = líneas de tendencia).
- Figura 6.** Regresión polinomial de la mortalidad de los estados inmaduros de *D. begini*. (Puntos = datos observados; líneas = líneas de tendencia).
- Figura 7.** Comparación de la longevidad de adultos hembras y machos de *D. begini* a cinco temperaturas constantes (ns= no significativo, * significativo $P < 0.05$).
- Figura 8.** Curva de supervivencia de los adultos de *D. begini* a cinco temperaturas constantes en el ciclo de vida total.
- Figura 9.** Duración promedio de los periodos de pre-reproducción, reproducción y post-reproducción de hembras de *D. begini* en cinco temperaturas constantes.
- Figura 10.** Variación diaria de la tasa de oviposición, así como la frecuencia relativa acumulada de la producción de progenie de hembras de *D. begini* a las temperaturas de 30° (A), 25° (B), 20° (C), 15° (D) y 10°C (E).
- Figura 11.** Proporción de hembras y machos de *Diglyphus begini* emergidos a diferentes temperaturas constantes (número de hembras por cada macho).
- Figura 12.** A Larva paralizada de mosca minadora al costado se puede observar un huevo de *D. begini*. B Larva de mosca minadora paralizada presentando una coloración marrón junto a una larva de *D. begini*. C Larva de mosca minadora que sirve como alimento para la larva de *D. begini*.
- Figure 13.** Variación diaria de las actividades de parasitismo y alimentación, así como la tasa de supervivencia del adulto de *D. begini*, sobre larvas de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* a temperatura no controlada.
- Figura 14.** Población larval de la mosca minadora mostrando el porcentaje de mortalidad total causado por las actividades de parasitación y alimentación de las hembras de *D. begini* Partenogénesis.
- Figura 15.** Frecuencia acumulada de desarrollo (%) para el tiempo de desarrollo de (Ln-días) para los estados de huevo (A), larva (B) y pupa (C) para cada temperatura. La línea horizontal negra en el 50% del eje y, indica la línea en que el 50% de la población pasa al estado de pupa,

las líneas verticales que se desprenden de esta indican el tiempo en que esto sucede.

- Figura 16.** Tasa de desarrollo (días⁻¹) dependiente de la temperatura para los estados de huevo (A), larva (B) y pupa (C) de *D. begini*. Los puntos azules son los datos observados y las barras representan los límites de confianza. La línea roja continua representa la línea predicativa del modelo de Sharpe & DeMichele para huevo y de Janish1 para larva y pupa. La línea punteada roja hace referencia al modelo lineal.
- Figura 17.** Tasa de mortalidad dependiente de la temperatura en los estados inmaduros de *D. begini*. Curvas en base al modelo de regresión no lineal. A: huevo, B: larval y C pupal.
- Figura 18.** Tasa de senescencia de hembras (A) y machos (B) vs la temperatura, según el modelo Rawtoski 1 de *D. begini*. Los puntos azules son los datos observados, la línea roja es la línea predictiva del modelo. Las líneas punteadas azules son los límites de confianza y la línea roja es el modelo lineal.
- Figura 19.** Fecundidad de *Diglyphus begini* dependientes de la temperatura y la edad de las hembras. Los puntos indican las medias observadas.
- Figura 20.** Tasa acumulada de oviposición (%) vs la edad normalizada de las hembras, (días de sobrevivencia de una hembra entre el tiempo de sobrevivencia promedio de las hembras en cada temperatura). La línea de color negro es la tendencia del modelo, líneas punteadas de azul, son los intervalos de confianza. Cada punto de color indica una temperatura.
- Figura 21.** Parámetros de la tabla de vida de *D. begini* obtenido usando la simulación determinística. (A) Tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m), (B) tasa finita de crecimiento (λ), (C) tasa neta de reproducción (R_0), (D) tasa gruesa de reproducción (GRR), (E) tiempo generacional medio (T); (F) tiempo de duplicación (Dt). Los puntos azules son los puntos observados. La línea continua es la tendencia del modelo.
- Figura 22.** Comparación de resultados simulados (líneas) con los datos observados en las tablas de vida estudiadas para temperatura ambiente. Las líneas continuas son los porcentajes de datos simulados, las líneas punteadas indican el valor máximo y mínimo obtenido de las simulaciones. Los puntos son de los datos observados para una tabla de vida. E (estado huevo), L (estado larval), P (estado pupal), F (Hembras) y M (machos).

CAPITULO I

INTRODUCCION

La “mosca minadora” *Liriomyza huidobrensis* Blanchard, 1926 (Diptera: Agromyzidae) es una plaga importante en los cultivos hortícolas, ornamentales y agrícolas en los valles costeros y valles abrigados de la sierra del Perú. En el cultivo de papa, los agricultores tratan de controlarla con tratamientos calendarizados de insecticidas que representan entre 8-13 aplicaciones por campaña y constituyen uno de los mayores costos de producción en el cultivo (un promedio de \$600/ha). Las infestaciones no controladas de la plaga pueden reducir los rendimientos en más del 50% (Cisneros y Mujica 1996). El control de la mosca minadora es difícil por muchas razones. Los adultos desarrollan resistencia a los pesticidas muy rápidamente (Parrella *et al.* 1984; MacDonald 1991) y las larvas son inaccesibles a muchos de ellos debido a su hábito minador y al desarrollo de la pupa en el suelo. El impacto negativo de los pesticidas en los enemigos naturales de la mosca minadora ha obligado a los investigadores a desarrollar medios alternativos de control mediante el Manejo Integrado de Plagas (MIP). Uno de los métodos que emplea el MIP es el control biológico mediante el uso de predadores, parasitoides y entomopatógenos.

Los minadores de la familia Agromyzidae son conocidos por ser atacadas por muchas especies de parasitoides (>300), particularmente con mayor diversidad en su zona de origen, en el Nuevo Mundo (Murphy y Lasalle 1999; Waterhouse y Norris 1987; Noyes 2004) y más de 80 de ellas son conocidas por atacar a varias especies de *Liriomyza*. En el Perú se ha encontrado un diverso complejo de parasitoides que atacan a la mosca minadora *L. huidobrensis* que comprende a 33 especies de himenópteros, resaltando los géneros *Halticoptera*,

Chrysocharis, *Diglyphus* y *Ganaspidium* (Redolfi *et al.* 1985; Sánchez y Redolfi 1988; Cisneros y Mujica 1998; Mujica *et al.* 2006).

Diglyphus begini (Ashmead, 1904) (*Sin. Solenotus begini*) es mencionado como un importante ectoparasitoide de varias especies de moscas minadoras de la familia Agromyzidae. Esta especie ha sido registrada en algunos lugares fuera de las Américas, así también en la República Checa, Noruega, China, Eslovaquia y Yemen. Sin embargo, la mayoría de los registros van desde Canadá a Sudamérica, como Perú y Colombia, y últimamente fue identificada en Brasil (NHM 2009). En el Perú, Mujica *et al.* (2011) identificaron a *D. begini* como uno de los parasitoides más importantes atacando moscas minadoras en la costa peruana, habiéndose recuperado de los agromícidos *Japanagromyza* sp. Sasakawa, *Liriomyza graminívora* Hering, *L. huidobrensis* y *L. sativae* Blanchard.

La temperatura constituye un factor abiótico crítico que afecta el desarrollo e influye en la dinámica de los insectos. El conocimiento de la biología y el potencial de crecimiento de una población de insectos plaga resultan cruciales para el estudio de su dinámica y para establecer tácticas de manejo. Los estudios biológicos son necesarios para proveer un conocimiento básico que permita mejorar el control biológico de *L. huidobrensis* en nuestro país y otras zonas del mundo afectadas por esta plaga.

En la literatura consultada no existe un estudio detallado del efecto de la temperatura en la biología y el potencial de crecimiento de este parasitoide. Por lo anteriormente expuesto se llevarán a cabo experimentos en laboratorio para evaluar la respuesta de *D. begini* a siete temperaturas constantes. Nuestro estudio proporcionará información que permitirá un mejor uso de esta especie como un agente de control de *L. huidobrensis*.

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la temperatura en la biología de este parasitoide y su potencial de crecimiento como agente de control biológico de *Liriomyza huidobrensis*.

Los objetivos específicos que se tuvieron en cuenta para la presente investigación fueron:

- Determinar el efecto de la temperatura en el periodo de desarrollo, fecundidad, longevidad y proporción sexual de *D. begini*;
- Desarrollar un modelo poblacional de *D. begini* basado en la temperatura; y
- Evaluar el potencial de *D. begini* como agente de control biológico de *L. huidobrensis*.

CAPITULO II

2. ANTECEDENTES

2.1. Aspectos generales de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* Blanchard

2.1.1. Importancia de los Agromyzidae

Las especies de la familia Agromyzidae se comportan como fitófagos, alcanzando algunas de ellas considerable importancia económica en algunos cultivos así como en plantas ornamentales (Raven, 1993). En estado larval atacan diversas partes de plantas, pero las especies que más llaman la atención son las que producen diversos tipos de minas en las hojas de sus plantas hospederas, por lo que comúnmente se les denomina "moscas minadoras". El 75% de las especies de Agromyzidae se desarrollan en las hojas de plantas formando minas de diversos tipos, que son características para cada especie y además la forma y ubicación de éstas en muchos casos permite identificar la especie involucrada.

Deadman *et al.*(2000) menciona que el daño de las moscas minadoras resulta principalmente de la alimentación larval, la cual causa daño estético, reduce la producción y en altas densidades la planta muere. Las picaduras de alimentación y oviposición causadas por el adulto pueden reducir la capacidad de fotosíntesis y el vigor de la planta y proveen de una entrada para patógenos tal como *Alternaria alternata* (Fries) Keissler.

2.1.2. La mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* Blanchard

Liriomyza huidobrensis, citada como *Liriomyza langei* Frick por Korytkowski (1982), es la especie polífaga más difundida e importante de toda la región Neotropical. *L. huidobrensis* es una especie nativa de Sudamérica y posteriormente distribuida a Centro América (Scheffer 2000; Scheffer y Lewis 2001). Mujica y Cisneros (1997) indican que *L. huidobrensis* a partir de los noventa se difundió a través del comercio de flores en muchos países de Europa. Actualmente *L. huidobrensis* puede encontrarse en todas las regiones tropicales y subtropicales de Europa, Asia y África, donde se cultivan hospederos alternantes de esta plaga. En nuestro país representa la especie más dañina de mosca minadora a la agricultura y está ampliamente distribuida en toda la costa y valles abrigados de la sierra

Según Parrella *et al.* (1997) las larvas se comportan como minadoras de hojas, haciendo minas en forma de "serpentina", las que son más o menos variables de acuerdo a la especie atacada. Las plantas son dañadas tanto por la alimentación larval como por las picaduras de alimentación de la hembra. El daño puede resultar en una completa pérdida del cultivo. El tipo de mina producida por las especies de *Liriomyza* puede ser influido por el estado de desarrollo de la hoja o por el mismo hospedero.

2.1.3. Clasificación taxonómica (Spencer, 1981)

Orden	: Diptera
División	: Cyclorrhapha
Serie	: Schizophora
Sección	: Acalyptratae
Superfamilia	: Phytomyzinae

Género : *Liriomyza*
Especie : *L. huidobrensis* Blanchard

2.1.4. Descripción

De los estudios de Salas *et al.*, (1988); Lizárraga (1990) y Echevarría *et al.*, (1994), se recoge la siguiente descripción de la especie: los adultos son de color negro con el escutelo, frente, genas y patas de color amarillo. Las hembras son un poco más grandes (2,3 mm) que los machos (1.8 mm) y presentan un ovipositor prominente al final del abdomen. El huevo es levemente arriñonado, blanco opalescente y mide 0,28 x 0,15 milímetros. Las larvas son vermiformes de color blanco cremoso, llegan a medir alrededor de 3 mm a pleno desarrollo y atraviesan por tres estadios antes de pupar. La pupa es coartada, transversalmente segmentada y en el extremo posterior sobresalen los espiráculos. La coloración de ésta varía de amarillo a café oscuro.

2.1.5. Ciclo biológico

Las hembras del minador depositan sus huevos en forma aislada, bajo la epidermis de las hojas. A los pocos días, de cada huevo eclosiona una larvita que comienza a alimentarse cerca de las nervaduras de las hojas realizando galerías, las cuales van aumentando de tamaño a medida que la larva crece. Al completar su desarrollo sale de la galería y pupa ya sea en la superficie del suelo o sobre las hojas. La duración de los distintos estados depende de la temperatura, humedad relativa, hospederos, manejo del cultivo etc. Salas *et al.*, (1984) establecieron bajo condiciones registradas de temperatura y humedad relativa promedio de 27,38 °C y 74,28%, respectivamente; la duración de las diferentes fases de desarrollo como sigue: huevo, 3,05 días; larva, 6,00 días; prepupa, 5,13 horas y pupa, 8,15 días. Se determinaron tres instares larvales sobre la base de la

medición de la longitud de los ganchos bucales. La longevidad de los adultos en cautiverio y alimentación con una solución azucarada al 5% fue de 4,21 y 5,93 días para machos y hembras, respectivamente. La proporción sexual encontrada fue de 1:1,44 macho: hembra.

Asimismo, Zevallos *et al.*, (2003) evaluaron el efecto de cinco temperaturas constantes (15°, 18°, 20°, 22° y 26 °C) en la oviposición, alimentación y longevidad de la *L. huidobrensis* sobre haba (*Vicia faba* L.), como planta hospedera. Se observó una correlación negativa significativa entre la longevidad de la hembra y las temperaturas estudiadas. El número total de huevos/hembra fue casi similar a 20 ° (112.2) y 22 °C (111.2), y significativamente menor a 15° (72.7) y 26 °C (88.6). La mayor oviposición (169.2 huevos/hembra) y alimentación (3081.4 picaduras/hembra) ocurrió a 18 °C, registrándose esta temperatura como la mejor opción para mantener una crianza masiva de la mosca minadora en laboratorio.

2.1.6. Métodos de control

En general, se acepta que el control de una plaga consiste en mantener la densidad de su población debajo del nivel en el cual comienza a causar perjuicio económico (Cisneros, 1995). La mayor parte de la investigación para el control de la mosca minadora ha sido conducida a mejorar la comprensión de los factores bióticos y abióticos que influyen en la dinámica poblacional de la mosca minadora y a probar medidas diferentes al control químico clásico (Cisneros y Mujica 1996); (Mujica y Kroschel 2005). Uno de los métodos más empleados para el control de moscas minadoras es el químico, a través de insecticidas y larvicidas. El problema de este tipo de control es que, además de ser tolerantes a varios compuestos, las moscas desarrollan rápidamente resistencia a ellos, y además eliminan no sólo a la plaga, sino también a sus enemigos naturales (Mujica y Cisneros, 1997). Los programas de manejo integrado de *L. huidobrensis* en el Perú, incluyen el uso de variedades resistentes o tolerantes, manejo del riego, eliminación de residuos de la cosecha, trampas amarillas pegajosas, insecticidas de baja toxicidad y control

biológico. El control biológico será analizado a mayor profundidad por su relación con esta investigación.

2.2. Control biológico

El control biológico se refiere a la represión de las plagas mediante sus enemigos naturales; es decir mediante la acción de predadores, parásitos y patógenos (Cisneros, 1995). Este estudio está referido al segundo tipo de enemigos naturales. Según Cisneros (1995) el control biológico tiene características propias que lo distinguen de otras formas de control de plagas, particularmente del control químico:

- El control biológico tiende a ser permanente, aunque con fluctuaciones propias de las interacciones entre parasitoides y hospederos, y los efectos de las variaciones físicas del medioambiente.
- Los efectos represivos del control biológico son relativamente lentos en contraste con la acción inmediata de los insecticidas.
- La acción del control biológico se ejerce sobre grandes áreas, de acuerdo a las condiciones climáticas y biológicas predominantes.

2.2.1. Parasitoides

Los parasitoides son los enemigos naturales más utilizados en los programas de control biológico de plagas de insectos. La mayoría (85%) son del orden Himenóptera y unos pocos (15%) son Dípteros (Carballo 2002). Según Cisneros (1986) este grupo de organismos posee una gran importancia económica ya que actúan como reguladores poblacionales de sus hospedadores, por lo que representan herramientas útiles para el manejo de insectos plaga.

Los parasitoides se pueden clasificar, como idiobiontes, cuando paralizan permanentemente al hospedador en el momento de la oviposición o koinobiontes, los que paralizan sólo momentáneamente al hospedador permitiéndole continuar su desarrollo antes de provocarle la muerte (Askew y Shaw 1986). En los insectos parasitoides, además del parasitismo propiamente dicho, otros dos comportamientos adicionan mortalidad a los minadores de hojas: 1. Alimentación sobre el hospedador (host feeding) y 2. Paralización del hospedador sin oviposición ni alimentación (host stinging). En el primer caso, las avispas adultas se alimentan de cierta proporción de larvas minadoras, lo cual puede o no ser condición previa imprescindible para la oviposición (Jervis y Kidd 1986).

En parasitoides de minadores, particularmente en los géneros *Diglyphus* Walker, *Sympiesis* Foerster y *Pnigalio* Schrank (Hymenoptera, Eulophidae) se suele observar además paralización y muerte de las larvas minadoras sin que sean utilizadas para colocar huevos ni para alimentarse (Casas 1989). Este comportamiento, interpretado como una forma de disminuir el número de larvas minadoras en la planta para asegurar la supervivencia de aquellas parasitadas, varía con el tamaño de los hospedadores disponibles, su densidad, el tamaño de las jaulas en que se crían los parasitoides y con la temperatura (Heinz y Parrella 1989; Pately Schuster 1991; Patel *et al.* 2003).

2.2.2. Rol de los parasitoides en el control biológico de moscas minadoras

Existen evidencias que, en ausencia de pesticidas, algunos parasitoides pueden regular a las poblaciones de mosca minadoras (Murphy y Lasalle 1999; Larraín y Muñoz 1997). Existe una gran diversidad de comunidades de enemigos naturales de *L. huidobrensis.*, especialmente parasitoides en América del Sur (Larraín 2002). Se han registrado diversas especies de parasitoides del orden Hymenóptera, principalmente de las familias Eulophidae, Braconidae y Pteromalidae, que atacan pupas y diferentes estadios larvales de moscas minadora, actuando como reguladores naturales (Mujica 2007; Salvo *et al.* 2005).

Murphy y Lasalle (1999) presentan una revisión de los diferentes géneros y especies que parasitan a las principales especies de la familia Agromyzidae.

Existen numerosos ejemplos exitosos de control biológico clásico (introducción de agentes para el control de una plaga nativa o foránea) con parasitoides para distintas especies de minadores de hojas, tanto a campo abierto (Dharmadhikari *et al.* 1977; Johnson *et al.* 2003; García-Marí *et al.* 2004) como en invernadero (Van Lenteren y Woets 1988; Heinz y Parrella 1990; Abd- Rabou 2006).

Se han realizado muchos esfuerzos para estandarizar la acción de los parasitoides en el control biológico de moscas minadoras, sobre todo en invernaderos (Albajes *et al.*, 1999). Por ejemplo, en Holanda entre 10 000 y 15 000 adultos/ha de *Dacnusa sibirica* son liberados en invernaderos a principios de la temporada de cultivo de tomate para asegurar un control satisfactorio de moscas minadoras. Para ello se necesitan hacer cuatro liberaciones semanales durante la primera generación de las moscas (Minkenbergh y Van Lenteren, 1987). Incluso, en infestaciones tempranas sólo se necesitan tres liberaciones con una proporción de dos adultos de *D. sibirica* por cada 150 m² para asegurar un parasitoidismo del 100%, siempre que la mosca minadora no sobrepase cinco larvas cada 10 plantas (Hendrikse *et al.*, 1980).

Otro ejemplo es el de *Diglyphus isaea* en las islas canarias, donde es empleado para el control biológico de *Liriomyza trifolii*, alcanzando cerca de 80% de parasitoidismo con dosis de un adulto cada 2 m², después de siete semanas de realizada la liberación (Peña, 1988). En ensayos realizados con el mismo parasitoide en invernaderos comerciales, liberaciones tempranas de *D. isaea* en una proporción de 2,000 adultos/ha alcanzaron paratismos del 100% en dos meses (Lyon, 1985). Los proveedores comerciales de *D. isaea* realizan liberaciones tempranas de 1-2 adultos/m² (Albajes *et al.*, 1999).

2.3. Aspectos generales del parasitoide *Diglyphus begini* (Ashmead).

2.3.1. Importancia

Diglyphus begini es mencionado como un importante ectoparasitoide de varias especies de moscas minadoras de la familia Agromyzidae. Este ectoparasitoide fue la especie más abundante en 14 de 23 estudios que examinaron los parasitoides de las cuatro principales especies de *Liriomyza* que infestan los cultivos agrícolas en América del Norte y Hawai (Johnson y Hara 1987). La liberación por inundación de esta avispa también puede reducir las poblaciones altas de *L. trifolii* que infestan invernaderos a niveles cercanos a cero. Asimismo, la liberación aumentativa comercial de *Diglyphus spp.* se utiliza para el control de minadores de invernaderos en América del Norte y Europa. Bazzocchi *et al.* (2003) indicaron que *Diglyphus isaea* es el producto de control biológico comercial más eficaz para el control del minador americano *Liriomyza trifolii*, el minador de las hojas del guisante, *L. huidobrensis*, *L. bryoniae*, y el minador del crisantemo, *Phytomyza syngenesiae* (Syngenta-Bioline). Lasalle y Parrella (1991) indicaron que *Diglyphus begini* también parasita *L. trifolii*, *L. huidobrensis* y *L. bryoniae* en América del Norte. En el Perú, representa una de las especies más importantes dentro del complejo de parasitoides que atacan a la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* en los campos de papa en la costa central (Sánchez y Redolfi, 1989).

2.4. Clasificación Taxonómica

Phylum	Arthropoda
Subphylum	Atelocerata
Clase:	Insecta
Orden:	Hymenoptera
Suborden:	Apocrita
Superfamilia:	Chalcidoidea
Familia:	Eulophidae
Subfamilia:	Eulophinae
Género:	<i>Diglyphus</i>
Especie:	<i>D. begini</i> (Ashmead, 1904)

2.4.1. Sinonimia

Diaulinus begini (Ashmead, 1904)

Diaulus begini (Ashmead, 1904)

Diglyphus begini (Ashmead, 1904)

Solenotus begini (Ashmead, 1904)

2.4.2. Origen y Distribución

Diglyphus begini es originaria de la región Neotropical. Esta especie ha sido reportada en algunos lugares fuera de las Américas, como República Checa, Puerto Rico, Noruega, China, Eslovaquia y Yemen. Sin embargo, la mayoría de los registros son de Canadá a América del Sur, incluyendo Perú y Colombia, países que limitan con Brasil. (NHM 2013).

2.4.3. Hospederos

En el Perú este parasitoide ha sido reportado en un estudio de presencia y distribución de mosca minadora y sus parasitoides en 3 regiones (Ancash, Moquegua y Tacna) a lo largo de la costa peruana desde Tumbes (0°01'11"S) en el Norte del Perú hasta Tacna (18°21'05"S) en el sur, en cultivos agrícolas como *Solanum tuberosum* L. "papa", *Phaseolus vulgaris* L. "frijol" y *Lycopersicon esculentum* Miller en temporada de invierno (Julio – Agosto) con temperatura máxima de 22.6 °C y mínima 10.2 °C en regiones como Ancash, Moquegua y Tacna. En temporada de otoño (Abril – Mayo) con temperatura máxima de 26.2 °C y mínima 15.1 °C en regiones de Ancash y Tacna (Mujica y Kroschel, 2011).

2.4.4. Descripción morfológica

Del estudio realizado por Gortaire (2005) se recoge la siguiente descripción de la especie:

Huevo: Tienen forma alargada, color blanco transparente y miden 0,3 x 0,1 mm.

Larva: La larva parasitoide tiene tres etapas instar. La larva de primer estadio es transparente, mientras que el segundo y tercer estadio son de color amarillento. La

larva del parasitoide se alimenta externamente en la larva del minador, finalmente mata al hospedador (Bazzocchi *et al.* 2003).

Pupa: El tercer estadio de la larva se convierte en pupa en la mina de la hoja. La pupa es inicialmente verde, pero con el tiempo se vuelve negra. Sus ojos son rojos y mide aproximadamente 1,5 mm.

Adulto: El adulto parasitoide es una avispa pequeña de 1,5-2 mm de largo, dependiendo de la especie. La cabeza, el tórax y el abdomen dorsal, son generalmente de color verde metálico, mientras que los ojos son rojos. El escutelo tiene dos pares de setas, una vena submarginal con más de dos setas dorsales, y el funículo es bisegmentado (Lasalle y Parrell 1991).

2.4.5. Biología

A pesar de que *D. begini* exhibe la capacidad de reducir las infestaciones de *Liriomyza* en muchos cultivos diferentes en gran medida, sólo unos pocos estudios han examinado la biología de esta avispa (Heinz y Parella 1990).

D. begini es un insecto con metamorfosis completa, pasando por: huevo, larva, pupa (exarata) y adulto. Es un ectoparásito que paraliza al huésped y detiene su actividad destructora. Las hembras adultas de *D. begini* buscan y depositan sus huevos sobre las larvas de *Liriomyza* de segundo y tercer estadio. Tan pronto como la larva del parásito eclosiona del huevo empieza su actividad de alimentación con la larva de la mosca, apenas en 7 días esta larva retrocede en la mina para pupar. Al cabo de 5 días un adulto emerge de la pupa. La avispa adulta escapa de la mina perforando la epidermis superior de la hoja, en forma redonda. Estos agujeros redondos, nos permiten diferenciar las minas que han sido parasitadas de las que no lo han sido parasitadas (Raven 1988).

Cure y Cantor (2003) investigaron la actividad parasítica y depredadora de *D. begini* en larvas de *Liriomyza huidobrensis* mantenidas en *Gypsophila*

paniculata L. Los efectos de la alimentación en el hospedero se observaron antes que los efectos de parasitismo. Al final del ciclo vegetativo del cultivo, ambos factores de mortalidad tuvieron un efecto combinado de 70% de control del minador de la hoja. Después de la floración, este control alcanzó el 90% sin la necesidad de insecticidas. Asimismo se señala que el efecto de la depredación es generalmente descuidado en las evaluaciones de seguimiento y que las acciones del parasitoide es frecuentemente subestimado.

2.5. Efecto de la temperatura en poblaciones de insectos

El comportamiento y desarrollo de las poblaciones tanto de hospederos como parasitoides están influenciados por factores abióticos y bióticos. En el primer grupo encontramos a la temperatura, humedad y luz. En el segundo a la calidad y características de las plantas hospederas (Minkenberg 1990). Entre los factores abióticos, uno de los más importantes es la temperatura. Ésta afecta la tasa de crecimiento de ambos, hospedero y parasitoides; es decir el tiempo de desarrollo, mortalidad de estadios inmaduros y longevidad y fecundidad de adultos. El tiempo de desarrollo usualmente decrece con el incremento de la temperatura. Los umbrales inferiores y superiores teóricos de temperaturas varían según la especie y el estadio, además pueden también depender de la especie de planta hospedera involucrada (Minkenberg 1990).

Diversos estudios han sido realizados para evaluar el efecto de la temperatura en el ciclo de vida de los insectos. Minkenberg (1990) presenta el ejemplo del endoparasitoide *Dacnusa sibirica* Telenga (Hym.: Braconidae), evaluando el efecto de tres temperaturas (15, 20 y 25 °C) sobre su fecundidad, longevidad y tasa de oviposición. Estos datos sirvieron para estimar el potencial de reproducción de la especie y proponer su uso como controlador biológico de *Liriomyza bryoniae* Kaltentbach y *L. trifolii* Burgess en Europa. Por otro lado, en Japón se estudió la influencia termal en el desarrollo y longevidad de los adultos del endoparasitoide de moscas minadoras *Gronotoma micromorpha* Perkins

(Hym.: Eucolidae). Estas investigaciones tuvieron como objetivo evaluar el potencial del parasitoide como agente de control biológico de *L. trifolii* (Abe y Tahara 2003). En ambos ejemplos la temperatura tuvo un notable efecto en el ciclo de desarrollo de los insectos.

2.6. Tablas de Vida

La construcción de tablas de vida es uno de los componentes principales en la comprensión de la dinámica poblacional de una especie (Southwood 1978). La capacidad de crecimiento para diversos ambientes o condiciones se determina en base a estas tablas (López 2006). Muchos insectos tienen generaciones discretas y sus poblaciones no son estacionarias, es por ello que las tablas de vida “específicas por edad” (también llamadas “horizontales”) se aplican mejor a ellos. Este tipo de tabla se basa en la mortalidad real de una cohorte, en la que los individuos pertenecen a la misma generación. La población puede ser estacionaria o fluctuante (Southwood 1978).

Los parámetros biológicos y los principales estadísticos vitales de una población de insectos plaga, estimados a partir de tablas de vida desarrolladas en laboratorio, son una herramienta básica para elaborar estrategias de control. Estas estimaciones han sido utilizadas para evaluar resistencia en plantas y como patrón para seleccionar enemigos naturales (Vasicek *et al.* 2003). Para establecer una tabla de vida se selecciona un grupo de insectos de la misma edad y se determina diariamente su desarrollo y mortalidad. También es necesario determinar la oviposición de las hembras a partir del estado adulto. Estos datos se emplean para hallar los siguientes parámetros:

- a) Tasa de reproducción neta (R_0): es el número de prole hembra producida por una hembra durante su periodo de oviposición.

- b) Tasa intrínseca (r_m): es la velocidad instantánea de cambio (por individuo por intervalo de tiempo) es igual al log (λ).
- c) Tasa de crecimiento finita (λ): es el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de tiempo.
- d) Tiempo de generación (T): es el tiempo en días entre el nacimiento de una generación y el 50% de la generación siguiente.
- e) Tiempo doble (Dt): es el tiempo estimado en días que requiere la población para duplicar su número.

Estos parámetros pueden ayudar a determinar si es que un parasitoide es un buen candidato como controlador biológico de una determinada plaga. Tal es el ejemplo presentado por Minkenbergh (1990), en el cual basándose en la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) y reproducción neta (R_0) de *Diglyphus isaea* Walker determinó que esta especie era una candidata promisoría para el control biológico estacional de *Liriomyza* en cultivos de tomate en el oeste de Europa.

CAPITULO III

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Ubicación

Todos los experimentos se llevaron a cabo durante el periodo de Marzo 2012 a Marzo del 2013, en las instalaciones del área de Entomología del Centro Internacional de la Papa (CIP) con sede en el distrito de la Molina, Lima – Perú (L.S. 12 05', L.O. 76 57', 240 m.s.n.m). El estatus taxonómico del parasitoide fue determinado por comparación con material de la colección del Museo de Entomología del CIP- Lima.

3.2. Materiales

3.2.1. Material Biológico

Proporcionado por el Centro Internacional de la Papa

- Adultos y estados inmaduros de la “mosca minadora” *L. huidobrensis*
- Adultos y estados inmaduros del parasitoide *Diglyphus begini*
- Plantas de “frijol” *Phaseolus vulgaris*.

3.2.2. Equipos

Estereoscopio, lámparas fluorescentes, cámaras de crianza, cámara digital de fotografía, hobos, aspiradores.

3.2.3. Materiales de vidrio

Jaulas de crianza 100 x 50 x 50 cm, tubos folines, viales, placas Petri.

3.2.4. Materiales de plástico

Frascos de plástico de 5 L, vasos de 1 L con tapa, vasos de 0.5 L, bandejas de plástico, placas Petri, Parafilm ®.

3.2.5. Otros

Macetas, miel de abeja, alcohol, estiletes, pinceles, telas de tul, bandas elásticas, bisturí, algodón, plumones indelebles, cuadernos de apuntes, lápices, lapiceros, agua.

3.2.6. Material de Procesamiento Automático

Programa ILCYM (Insect Life Cycle Modeling), Programa estadístico ANOVA (Análisis de Varianza).

3.3. Métodos

La metodología que se aplicó para la realización de este proyecto es original del Centro Internacional de la Papa (CIP).

3.3.1. Procedimientos de desarrollo

3.3.1.1. Propagación de plantas

Plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) fueron utilizadas como cultivo hospedero para los diferentes ensayos. La siembra se realizó en macetas de plástico de 4 pulgadas de diámetro, conteniendo como sustrato una mezcla de arena tierra y musgo en proporción 1:1:1 respectivamente, y esterilizado a vapor de agua a 75-85 °C por dos horas. En cada maceta se colocaron 5 semillas de frijol de la variedad “Canario” previamente tratadas con pentacloronitrobenceno (fungicida). Luego de la siembra las macetas permanecieron en el invernadero dentro de jaulas de malla para evitar el ataque de otros insectos. A las dos semanas de sembradas las plantas fueron fertilizadas con una solución de Nitrógeno-Potasio-Fósforo en la proporción 12-12-12 a una concentración de 2 gramos/litro de agua. Se utilizó un volumen de 250 cc de solución fertilizante por planta. Las plantas permanecieron por 3 semanas en invernadero o hasta alcanzar un tamaño de 25 cm y obtener hojas cotiledonales para el inicio de las pruebas. La siembra se realizó dos veces por semanas.

3.3.1.2. La Crianza Masiva del hospedero *Liriomyza huidobrensis*

Se realizó la crianza de “mosca minadora” en plantas de *Phaseolus vulgaris* “frijol” a 20 °C de temperatura. Las jaulas de crianza de vidrio contuvieron 6 macetas con 5 plantas cada una y fueron infestadas con un promedio de 100 individuos de mosca minadora por 24 horas. Transcurrido este tiempo, las plantas de frijol fueron retiradas de las jaulas de crianza y llevadas al invernadero para permitir la incubación de los huevos de la mosca minadora y el desarrollo de las larvas hasta que alcancen entre el final del segundo estadio e inicio del tercer estadio larval. Este procedimiento fue repetido en paralelo a los experimentos para obtener el estadio larval adecuado para el desarrollo de las diferentes pruebas. Para el reconocimiento de los diferentes estadios larvales de la mosca minadora se utilizó como parámetro el ancho de la mina (Tabla 1).

Tabla 1. Desarrollo de Estadios larvales de la “mosca minadora” (Sotomayor 1998)

Estadio Larval	Días después de la Oviposición (Inicio del estadio)	Promedio de ancho de la mina (mm)
Estadio I	5 días	0,3 – 0,4
Estadio II	10 días	0,5 – 0,8
Estadio III	12 días	1,0 – 1,2



Figura 1. Secuencia de crianza masiva de *Liriomyza huidobrensis* en frijol.

3.3.1.3. La Crianza masiva del ectoparasitoide *Diglyphus begini*

Se colectaron plantas minadas de maíz (*Zea mays* L.) y de frijol de la zona de Cañete, estas fueron colocadas en jaulas de crianza a la espera de la emergencia de los ectoparasitoides. El estatus taxonómico del parasitoide se determinó según la colección del Museo de Entomología del CIP-Lima.

Se seleccionaron 80 individuos de *D. begini* para colocarlos en una jaula de vidrio, en la cual se colocó 6 macetas con plantas de frijol infestadas con larvas de mosca minadora (estadio II y III) a 23 °C de temperatura. Tanto para la crianza como para las pruebas se suministró miel diluida en agua (3:1). Se utilizaron frascos de plástico de 5L para multiplicar la crianza de ectoparasitoides antes de pasarlos a la crianza masiva. Luego de 24 horas de exposición de las plantas de frijol a los ectoparasitoides, se realizaron cambios de las plantas infestadas.

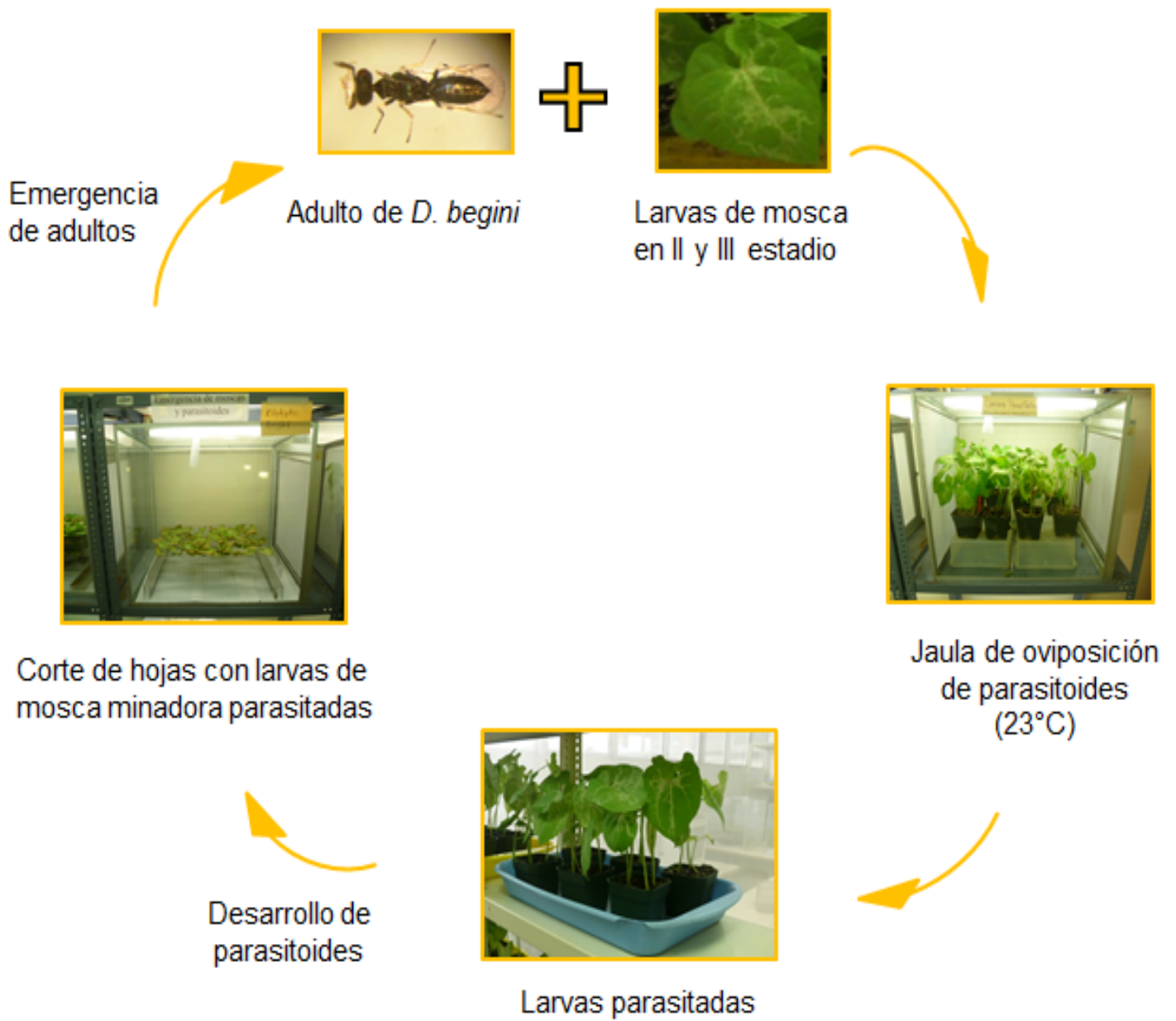


Figura 2. Esquema de Crianza de *Diglyphus begini* en frijol.

3.3.2. Bioensayos

3.3.2.1. Efecto de la temperatura en el ciclo de vida del parasitoide.

Los experimentos fueron conducidos en laboratorio dentro de incubadoras (Thermo ®) a temperaturas de 10, 15, 20, 25, 30, 35 °C con un fotoperíodo de 12 L: 12N. El registro de la temperatura se realizó por medio de Hobos (H8, Onset, MA) al interior de cada una de las incubadoras. La humedad relativa del ambiente se mantuvo en aproximadamente 70% en cada cámara. Adicionalmente se realizó una tabla de vida a temperatura no controlada para efectos de validación del modelo.

a) Tiempo de desarrollo de los estados inmaduros

En una jaula de vidrio se colocaron 6 macetas con plantas de frijol infestadas con larvas de mosca minadora entre el final del segundo estadio e inicio del tercer estadio larval y se liberarán 60 parejas del parasitoide. Las plantas permanecieron en las jaulas por 6 horas para permitir a lo parasitoides colocar sus huevos en las larvas del minador. Transcurrido este tiempo, las plantas fueron removidas de la jaula de oviposición. Para el seguimiento del ciclo de desarrollo del parasitoide se identificaron entre 150 a 200 larvas de mosca minadora paralizadas en las hojas de frijol para cada temperatura. Estas larvas fueron señaladas con un plumón de tinta indeleble y luego codificadas para hacer más fácil su ubicación y seguimiento. El número total de hojas de frijol utilizadas para el seguimiento del ciclo de desarrollo del parasitoide varió según el número de larvas paralizadas encontradas y en promedio se observaron 5 larvas paralizadas por hoja de frijol. Cada hoja de frijol fue colocada dentro de una placa Petri debidamente rotulada. Las larvas del minador fueron minuciosamente revisadas para registrar la presencia del huevo de *D. begini*. Las observaciones se realizaron diariamente con ayuda de

un estereoscopio desde el estado de huevo hasta la emergencia del adulto del parasitoide. Debido al rápido desarrollo del período de incubación a las temperaturas de 30 y 35 °C, las observaciones se hicieron cada 8 horas.

b) Mortalidad de inmaduros

Para el registro de la mortalidad se contabilizaron los individuos que no lograron pasar al estado siguiente en cada temperatura.

La mortalidad de los estados de huevo, larval y pupal se evaluó de forma conjunta y se tuvo en cuenta el total de insectos que desde huevo no se transformaron en pupas. Las mortalidades se expresaron en porcentajes.

c) Producción de progenie

Para medir la capacidad de reproducción de las hembras, se colocaron dos ectoparasitoides (hembra y macho) (20 parejas para cada temperatura) en un vial pequeño se colocaron hojas minadas con agua, estos estuvieron dentro de un frasco de crianza de 1L, las hojas expuestas fueron removidas cada 24 horas y reemplazadas por nuevas hojas infestadas con la misma cantidad de larvas del minador. Este procedimiento se repitió hasta la muerte de la hembra para calcular el porcentaje de oviposición del ectoparasitoide. Las hojas parasitadas se colocaron en vasos de plástico de 0.5 L. de capacidad, para la evaluación de la progenie de cada pareja que se realizó en condiciones de temperatura no controlada. Se registró diariamente el número de parasitoides emergidos y su sexo. Los parasitoides emergidos fueron sexados bajo microscopio estereoscópico. Los ensayos se realizaron para las temperaturas antes mencionadas y a una temperatura fluctuante.

d) Longevidad de adultos

La longevidad de los adultos se determinó utilizando los datos del número de días de vida de los adultos machos y hembras del ensayo anterior, en todas las temperaturas estudiadas.

3.3.2.2. Observaciones sobre el comportamiento de los adultos de *D. begini*

a) Comportamiento de alimentación sobre el hospedero o predación

La prueba se llevó a cabo en cámaras de crianza donde se liberó una pareja de *D. begini* de 2 días de edad. De la crianza de mosca minadora se separaron hojas de frijol conteniendo larvas del primer, segundo y tercer estadio: con un promedio de 10 larvas por estadio. Las hojas infestadas por estadio larval fueron introducidas en la cámara de crianza y expuestas a los adultos de *D. begini* por 24 horas. Transcurrido ese lapso de tiempo, las larvas contenidas en las hojas fueron evaluadas bajo un estereoscopio para determinar el número de larvas muertas por predación, número de larvas parasitadas y el número de larvas vivas. La prueba se realizó a temperatura fluctuante.

b) Partenogénesis

De forma similar al experimento de capacidad de reproducción, se expuso plantas infestadas con larvas de mosca minadora en los últimos estadios larvales a hembras recién emergidas y no apareadas de *D. begini*. Las hojas infestadas fueron cambiadas por hojas nuevas cada 24 horas por un periodo de 4 días. Se esperó la emergencia de los adultos

para determinar su sexo. La prueba se realizó a temperatura de 25 °C, con 15 repeticiones.

Adicionalmente durante el desarrollo de los experimentos anteriores se realizaron observaciones sobre las características de los siguientes comportamientos: i) emergencia de los adultos parasitoides, ii) comportamiento de apareo y ii) comportamiento de oviposición de la hembra.

3.3.3. Desarrollo del modelo fenológico de *D. begini*

Los datos del tiempo de desarrollo, mortalidad de inmaduros, reproducción y longevidad de adultos de las cohortes obtenidos a temperaturas constantes fueron usados para desarrollar un modelo fenológico basado en la temperatura de *D. begini*. Este análisis se realizó con la ayuda del programa Insect Life Cycle Modeling (ILCYM), software desarrollado por el Centro Internacional de la Papa (CIP) Versión 3.0 (disponible en <http://www.cipotato.org>) (Kroschel *et al*, 2013). El módulo “model builder” o generador de modelos proporciona una lista de funciones no lineales que son adecuado para describir la dependencia de la temperatura de ladiferentes procesos del ciclo de vida de los insectos (es decir, el desarrollo, la supervivencia y la reproducción). Para cada proceso específico de temperatura se selecciona la función que se ajuste mejor a los datos experimentales.

El desarrollo de un modelo fenológico por medio del programa ILCYM comprende las siguientes etapas:

- Recopilación de datos a través de la realización de experimentos a temperaturas constantes.
- Transferir los datos colectados en formato de tablas de vida

- Definición de las funciones no lineales que describen los procesos dependientes de la temperatura por medio de la interfase “construcción de modelos”.
- Compilación de todos los sub-modelos obtenidos en un modelo general.

3.3.4. Validación del modelo y simulación de los parámetros poblacionales

En ILCYM, mediante el módulo de “validación y simulación” se estima los parámetros de vida. La validación se realiza mediante la comparación de los datos de las tablas de vida experimentales (obtenidos a partir de estudios de temperatura fluctuantes) con resultados de modelos producidos utilizando los mismos registros de temperatura como datos de entrada.

3.3.5. Análisis estadístico

Los datos sobre el tiempo de desarrollo de las diferentes etapas de vida del parasitoide, la longevidad y fecundidad de las hembras adultas se compararon entre temperaturas usando análisis unidireccional de la varianza (ANOVA). Cuando se detectaron diferencias significativas, las comparaciones múltiples se hicieron utilizando la prueba de rangos múltiples de Tukey ($P > 0.5$). Todo el análisis estadístico se realizó mediante el paquete estadístico R (R statistics, versión 2.6.). Para estimar la relación lineal entre la temperatura y la tasa de desarrollo de *D. websteri* se utilizó el modelo lineal grados/día (modelo de suma térmica) (Campbell *et al.* 1974). La relación lineal es $Y (= 1 / D) = a + bT$, donde Y es la tasa de desarrollo ($1 / d$), T es la temperatura ambiente ($^{\circ} C$), y los parámetros de regresión es la ordenada al origen (a) y la pendiente (b). La constante K térmica ($= 1 / b$) es

el número de grados/día por encima del umbral sumado sobre el período de desarrollo. Cuanto más bajo sea el desarrollo del T_{min} ($=-a / b$) es la temperatura mínima a la que el ritmo de desarrollo es cero o donde no ocurre un desarrollo medible.

CAPITULO VI

4. RESULTADOS

4.1. Efecto de la temperatura en la biología de *D. begini*

4.1.1. Efecto de la temperatura en el ciclo de desarrollo

La temperatura tuvo un efecto altamente significativo en el ciclo total del parasitoide ($F=3404.521$; $gl=4,553$; $p < 0,0001$), así como en la duración de los estados de huevo ($F=20709.53$; $gl=4,553$; $p < 0,0001$), larva ($F=1152.27$; $gl=4,553$; $p < 0,0001$) y pupa ($F = 1584.81$; $gl=4,553$; $p < 0,0001$).

Diglyphus begini completó su desarrollo de huevo a adulto en todas las temperaturas evaluadas, excepto a 35 °C que fue letal para el estado larval (Tabla 2). Se encontró una relación inversamente proporcional entre la temperatura y la duración del ciclo de desarrollo de los estados inmaduros de *D. begini*, con un menor tiempo de desarrollo a mayor temperatura. Así, la duración del estado huevo fue de 3.7 días a 10 °C mientras que a 35 °C fue menos de un día. La etapa larval varió de un máximo de 19.3 días a 10 °C a un mínimo de 4.2 días en 30 °C. El estado de pupa varió de 18.8 días en 10 °C a 3.9 días a 30 °C. La duración total del ciclo de desarrollo del parasitoide fue casi cinco veces más largo a 10 °C (42 días) que a 30 °C (9 días). Los estados de larva y pupa registraron una similar de duración del tiempo de desarrollo de *D. begini* entre 10 y 30 °C.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la duración promedio del ciclo del desarrollo entre hembras y machos de *D. begini* a todas las temperaturas evaluadas ($F=0.8264$, $gl=1$, $P=0.3637$) (Figura 3).

Tabla 2. Duración promedio en días del ciclo de desarrollo (desde huevo hasta emergencia de adultos) de *D. begini* en larvas de *L. huidobrensis* a diferentes temperaturas constantes (promedio \pm error estándar).

Temp. (°C)	N	Estados de desarrollo			Ciclo total
		Huevo	Larva	Pupa	
10	77	3.69 \pm 0.08 a	19.34 \pm 0.94 a	18.80 \pm 0.65 a	41.83 \pm 1.32 a
15	152	3.00 \pm 0.00 b	14.67 \pm 0.27 b	13.47 \pm 0.20 b	31.15 \pm 0.31 b
20	144	2.02 \pm 0.02 c	7.45 \pm 0.13 c	7.31 \pm 0.11 c	16.79 \pm 0.17 c
25	134	1.63 \pm 0.00 d	5.07 \pm 0.12 d	5.58 \pm 0.07 d	12.29 \pm 0.13 d
30	252	0.81 \pm 0.01 e	4.16 \pm 0.05 e	3.89 \pm 0.05 e	8.86 \pm 0.06 e
35	102	0.54 \pm 0.01 f	NA	NA	

(1) Promedios seguidos por diferentes letras en la misma columna son significativamente diferentes ($P < 0.05$) (Tukey-Kramer HSD).

NA: Ninguna larva completó su desarrollo a 35 °C.

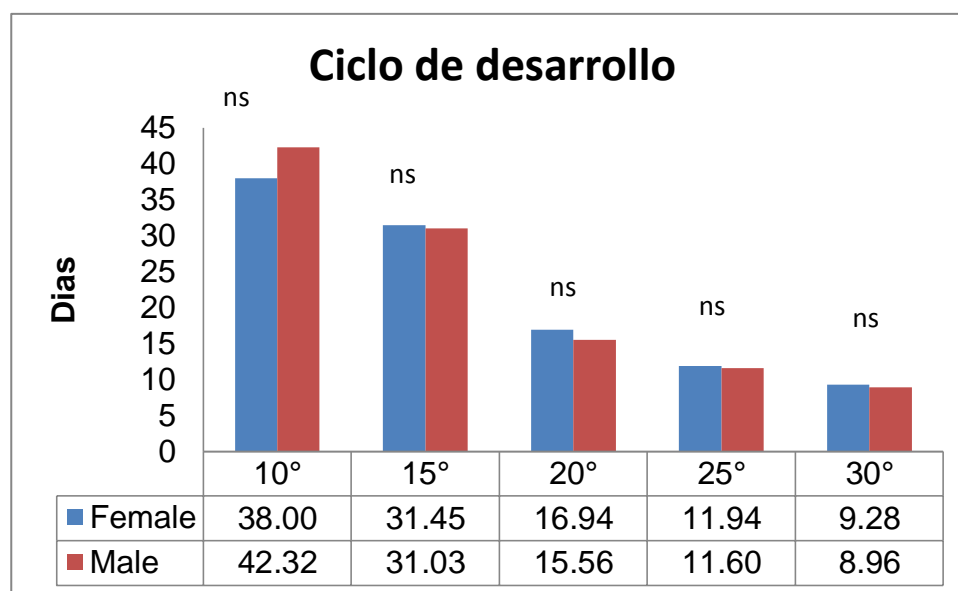


Figura 3. Comparación de la duración promedio del ciclo de desarrollo entre hembras y machos de *D. begini* a cinco temperaturas constantes (NS=no significativo).

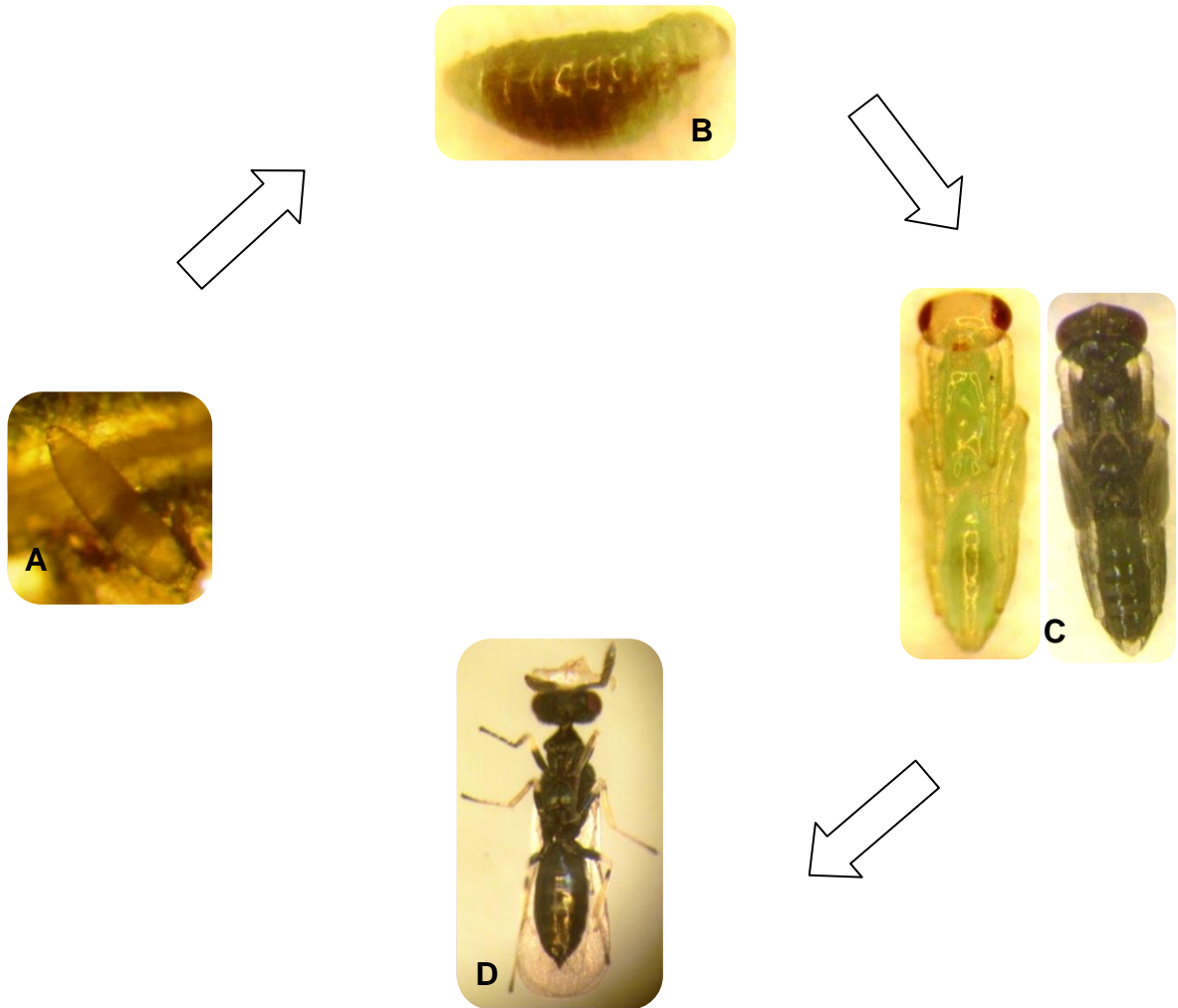


Figura 4. Secuencia de los estados inmaduros hasta la emergencia del adulto: A.- Huevo. B.- Estado larval. C.- Pupa exarate. D.- Adulto macho de *D. begini*.

4.1.2. Tasa desarrollo en función de la temperatura

La tasa de desarrollo de los estados inmaduros de *D. begini* se incrementó de manera lineal dentro del rango de las temperaturas estudiadas (10 ° - 30 °C) (Figura 5). La temperatura de 35 °C no se consideró pues no se completó el desarrollo larval. La relación entre la temperatura y la tasa desarrollo de *D. begini* fue descrita apropiadamente mediante la regresión lineal ($P < 0.001$), como se corrobora por los altos valores del coeficiente de determinación (R^2) (Tabla 3). De acuerdo a la regresión lineal, *D. begini* requiere 220.4 grados-día por encima del umbral inferior de 6.1 °C para completar su desarrollo desde huevo hasta la etapa adulta. El modelo lineal no provee los umbrales máximos y óptimos de desarrollo.

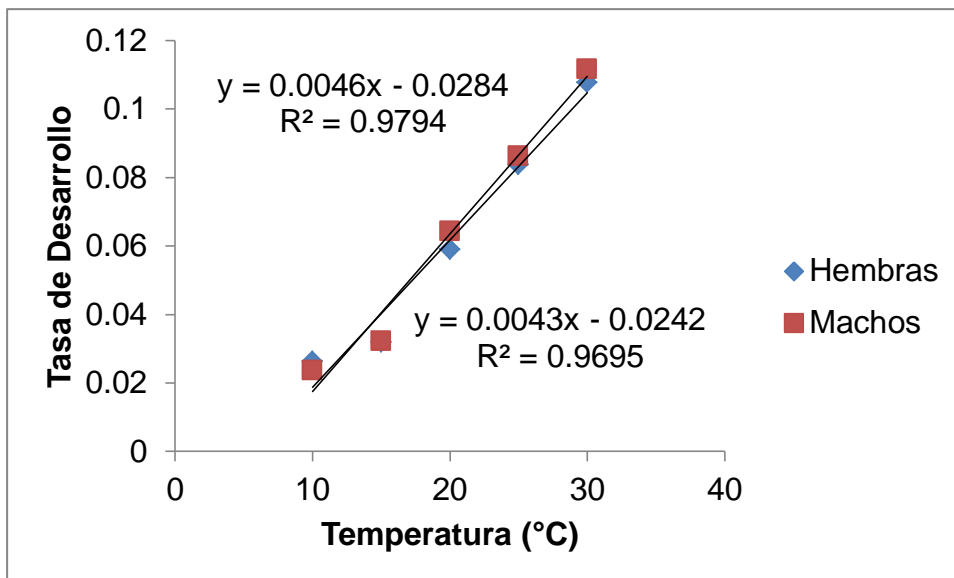


Figura 5. Regresión lineal de la tasa de desarrollo para hembras y machos de *D. begini* entre los 15 y 30 °C de temperatura. (Puntos = datos observados; líneas = líneas de tendencia).

Tabla 3. Umbral mínimo de temperatura (°C) estimados por regresión lineal para hembras y machos de *D. begini*.

Estado de desarrollo	Ecuaciones de regresión	R ²	P	Umbral mínimo (°C)	Constante termal (días grado)
Huevo	$y = 0.0629x - 0.6033$	0.85	0.0084	9.6	15.90
Larval	$y = 0.0101x - 0.0645$	0.97	0.0018	6.4	98.62
Pupal	$y = 0.0102x - 0.0647$	0.97	0.0022	6.3	97.69
Huevo - Adulto	$y = 0.0045x - 0.0276$	0.98	0.0013	6.1	220.4

4.1.3. Efecto de la temperatura en la mortalidad de inmaduros

La mortalidad total de los estados inmaduros nos muestra que a la menor temperatura estudiada (10 °C) se produce una mortalidad de 55% de la población del parasitoide (Tabla 4). Luego la tasa de mortalidad se reduce considerablemente en el rango de 15 y 30 °C, con el menor valor a 20 °C (18.6%), para luego incrementarse abruptamente a 35 °C (100%). A 35 °C los individuos del estado larval murieron antes de que pudieran pasar al siguiente estado de desarrollo.

El análisis de la mortalidad de cada estado de desarrollo nos indica que el estado de huevo tuvo la mortalidad más baja en comparación con los otros estados de desarrollo en el intervalo de 10 a 35 °C, con 0% de mortalidad entre 15 y 30 °C. Por el contrario, el estado larval fue el más vulnerable en comparación con los otros estados de desarrollo, presentando la más alta mortalidad a 10 °C (42.03%) y 35 °C (100%) y la menor mortalidad entre 20 °C (12.5%) y 30 °C (14.3%). El estado de pupa presentó una tasa de mortalidad baja entre 10 y 30 °C, con valores de 12.5 y 9.7%, respectivamente.

En general los diferentes estados de desarrollo tuvieron la menor mortalidad entre 15 y 25 °C (Figura 6).

Tabla 4. Tasa de mortalidad de los estados huevo, larval y pupal de *D. begini* a diferentes temperaturas constantes.

Temperatura (°C)	N	Etapas de desarrollo			Mortalidad Total (%)
		Huevo	Larval	Pupal	
10	77	10.4	42.0	12.5	54.6
15	152	0	18.4	16.9	32.2
20	144	0	12.5	6.4	18.1
25	134	0	9.7	11.6	20.2
30	252	0	14.3	9.7	22.6
35	102	12.3	100	---	100

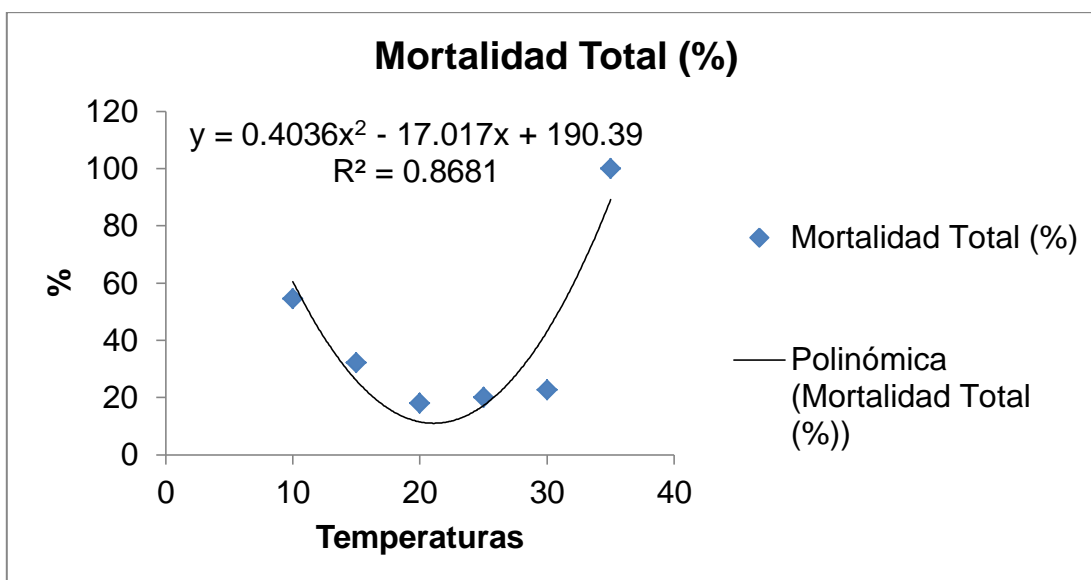


Figura 6. Regresión polinomial de la mortalidad de los estados inmaduros de *D. begini*. (Puntos = datos observados; líneas = líneas de tendencia).

4.1.4. Efecto de la temperatura en la longevidad y la tasa de supervivencia de adultos

Tiempo de vida promedio (días \pm Error Estándar) de adultos hembras y machos de *D. begini* a diferentes temperaturas constantes se presenta en la tabla 5.

La duración promedio del tiempo de vida de los adultos de *D. begini* fue significativamente afectada por la temperatura ($F=64.40$, $gl=4$, $P<.0001$). La longevidad fue inversamente proporcional a la temperatura, con un menor tiempo de vida a mayor temperatura. En promedio los adultos vivieron 40.67 ± 5.53 días a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ y 4.78 ± 0.58 días a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$. En el rango de 15 a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo promedio de vida del adulto de *D. begini*. Similar tendencia se observó en la longevidad de las hembras de *D. begini*, con valores extremos a temperaturas de 10 (45.0 días) y $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (5.8 días), y valores similares entre 15 y $25\text{ }^{\circ}\text{C}$. En el caso del macho del parasitoide, el mayor tiempo de vida se registró a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (37.2 días), pero fue estadísticamente similar al observado a $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (26.9 días). La menor longevidad se dio a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (3.7 días).

Las diferencias de longevidad entre hembras y machos de *D. begini* se muestran en la figura 7. No se encontraron diferencias significativas del tiempo de vida de hembras y machos a la misma temperatura, a excepción de $20\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Tabla 5. Tiempo de vida promedio (días \pm Error Estándar) de adultos hembras y machos de *D. begini* a diferentes temperaturas constantes.

Temperatura	N	Longevidad (días \pm EE)		
		Hembra	Macho	Promedio
10°	9	45.0 \pm 5.43 a ¹	37.2 \pm 9.3 a	40.7 \pm 5.5 a
15°	52	19.4 \pm 3.7 b	21.2 \pm 5.1 b	18.3 \pm 2.5 b
20°	70	19.4 \pm 2.6 b	26.9 \pm 2.9 a	23.1 \pm 1.9 b
25°	40	22.2 \pm 2.5 b	16.5 \pm 1.9 b	19.3 \pm 1.6 b
30°	86	5.8 \pm 1.0 c	3.7 \pm 0.5 c	4.8 \pm 0.6 c

(1) Promedios seguidos por diferentes letras en la misma columna son significativamente diferentes ($P < 0.05$) (Tukey-Kramer HSD).

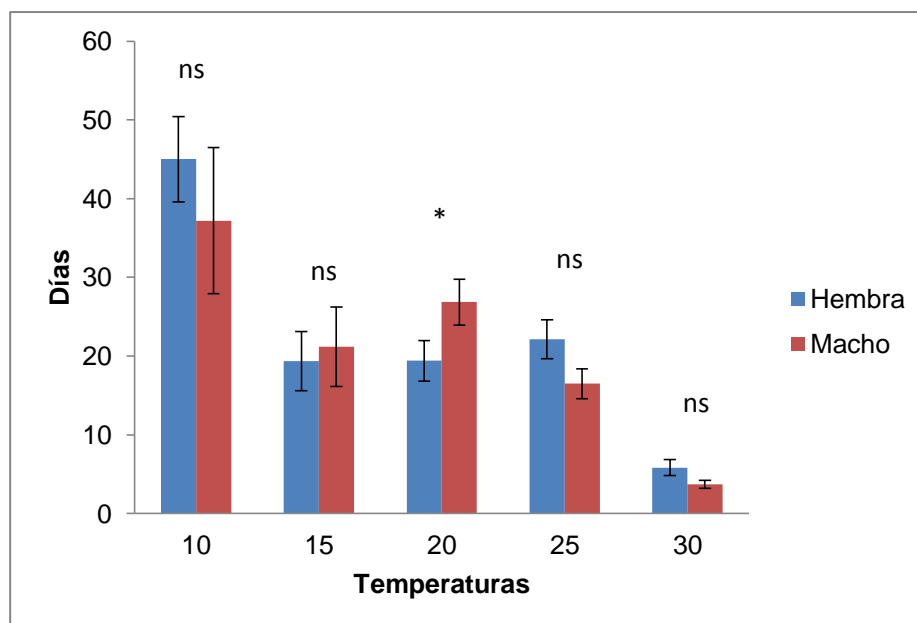


Figura 7. Comparación de la longevidad de adultos hembras y machos de *D. begini* a cinco temperaturas constantes (ns= no significativo, * significativo $P < 0.05$).

4.1.5. Tasa de supervivencia

Las curvas de supervivencia obtenidas para las cinco temperaturas evaluadas se presentan en la figura 8.

Se hallaron diferencias significativas entre las curvas de supervivencia del adulto de *D. begini* a las cinco temperaturas evaluadas (Prueba Log-rank, $\chi^2=66.06$, $gl=4$, $P<0.0001$). El 50% de las hembras de la población de *D. begini* sobrevivieron hasta el día 57.5, 18, 27, 23.5 y 3 para las temperaturas de 10, 15, 20, 25 y 30 °C, respectivamente. Las tasas de mortalidad para las diferentes temperaturas evaluadas describieron tres tipos de curvas: a 10 °C la curva muestra una baja tasa de mortalidad inicial que se mantiene hasta alcanzar el día 40 en que aumenta rápidamente. A las temperaturas de 15, 20 y 25 °C, las curvas muestran una mortalidad similar en forma de diagonal descendente, donde los parasitoides mueren en forma más o menos constante. A la temperatura de 30 °C la mortalidad se inicia al segundo día de vida del adulto y luego la curva describe una pendiente abrupta indicando una alta tasa de mortalidad.

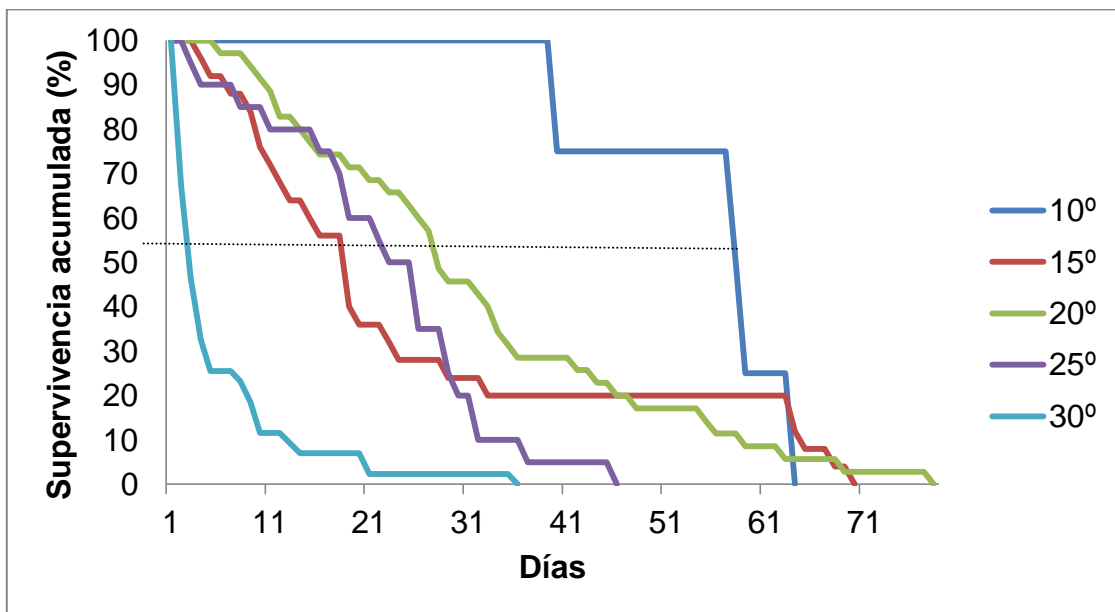


Figura 8. Curva de supervivencia de los adultos de *D. begini* a cinco temperaturas constantes en el ciclo de vida total.

4.1.6. Efecto de la temperatura en la reproducción

En la tabla 6 se registra la oviposición promedio de las hembras de *D. begini* en cada una de las temperaturas estudiadas.

La reproducción promedio de las hembras de *D. begini* fue significativamente afectado por la temperaturas evaluadas ($F=17.6$, $gl=4$, $P<.0001$). La fecundidad promedio de la hembra de *D. begini* muestra una tendencia ascendente conforme aumenta la temperatura de 15 °C (14.4 individuos/hembra) a 25 °C (75.8 individuos/hembra), donde se registra el valor más alto de progenie; para luego descender y colocar el promedio más bajo de progenie a 30 °C (12.4 individuos/hembra). A 10 °C se registró un valor atípico de fecundidad de 40.8 individuos/hembra.

4.1.6.1. Periodos de reproducción

La hembra de *D. begini* presentó periodos de pre-reproducción, reproducción y post-reproducción en todas las temperaturas estudiadas (Figura 9). El tiempo de pre-reproducción fue de 4 días a 10 °C y de 1.4 días a 30 °C. A 25 °C la parasitación comenzó a menos de un día de vida de la hembra. La reproducción duró en promedio 40.8 días a 10 °C y 4.8 días a 30 °C. El tiempo de post-reproducción varió de 9.5 días a 10 °C a 0.6 días a 30 °C.

Tabla 6. Parámetros de oviposición de *D. begini* a diferentes temperaturas constantes.

T (°C)	N	Oviposición				Tasa de fecundidad (progenie/hembra/día)	Pico de fecundidad	
		Max	Min	Promedio ± EE	ab		Tasa	Día
10	4	68	14	40.5 ± 11.7	ab	0.63	2.25	18
15	24	103	0	14.4 ± 4.6	bc	0.21	1.64	16
20	30	156	0	24.7 ± 5.4	b	0.32	1.74	14
25	19	165	0	75.8 ± 9.0	a	1.68	6.55	4
30	19	70	0	12.4 ± 3.3	c	0.24	1.07	6

(1) Promedios seguidos de la misma letra en la misma columna no son significativamente diferentes (Prueba de Kruskal-Wallis, P<0.05).

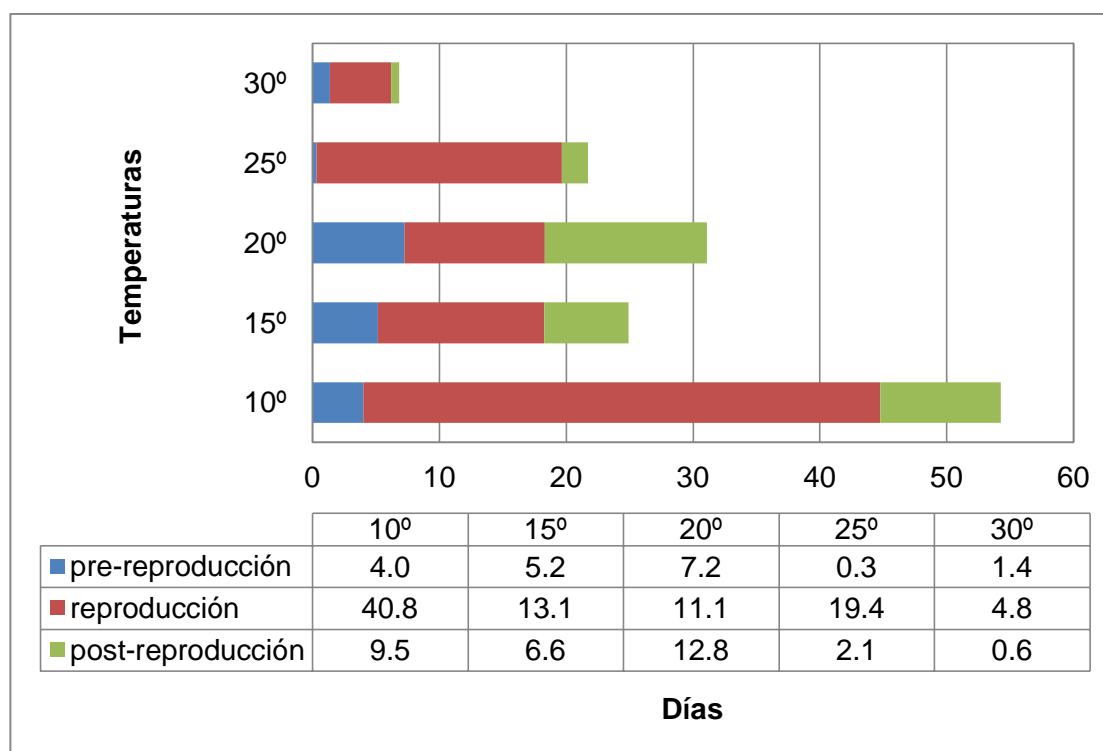


Figura 9. Duración promedio de los periodos de pre-reproducción, reproducción y post-reproducción de hembras de *D. begini* en cinco temperaturas constantes.

4.1.6.2. Curvas de fecundidad

La figura 10 ilustra la tasa de fecundidad diaria y su respectiva frecuencia relativa acumulada de las hembras de *D. begini* a las diferentes temperaturas evaluadas.

La tasa de fecundidad representa el número promedio de individuos producidos por hembra por día. Este valor se incrementó con el aumento de la temperatura en el rango de 15 a 25 °C, con valores entre 0.21 y 1.68 progenie/hembra/día, respectivamente; para luego descender a 0.23 progenie/hembra/día a 30 °C (Fig. 10, Tabla 6). La temperatura óptima para la fecundidad, definida como la temperatura a la cual la tasa de fecundidad alcanza el mayor valor fue de 25 °C.

En cuanto al pico máximo de fecundidad podemos observar que conforme aumenta la temperatura, el día de mayor oviposición se acerca más al de la emergencia del adulto. Así, el pico de oviposición a 10 °C (2.25 progenie/hembra/día) (Figura 10E) se registró a los 18 días y el de 30 °C (1.07 progenie/hembra/día) a los 5 días (Figura 10A). El mayor pico de reproducción se obtuvo a 25 °C (6.6 progenie/hembra/día) al cuarto día de vida de la hembra (Figura 10B).

La curva de reproducción relativa acumulada nos indica que las hembras de *D. begini* alcanzaron el 50% de su progenie el día 28, 15, 11, 9 y 6 a las temperaturas de 10, 15, 20, 25 y 30 °C, respectivamente. Asimismo, por medio de la curvas de descendencia acumulada se puede observar que en todas las temperaturas las hembras alcanzan su mayor capacidad de parasitación durante la primera mitad de su vida adulta, reduciéndose la cantidad de progenie a medida que envejecen.

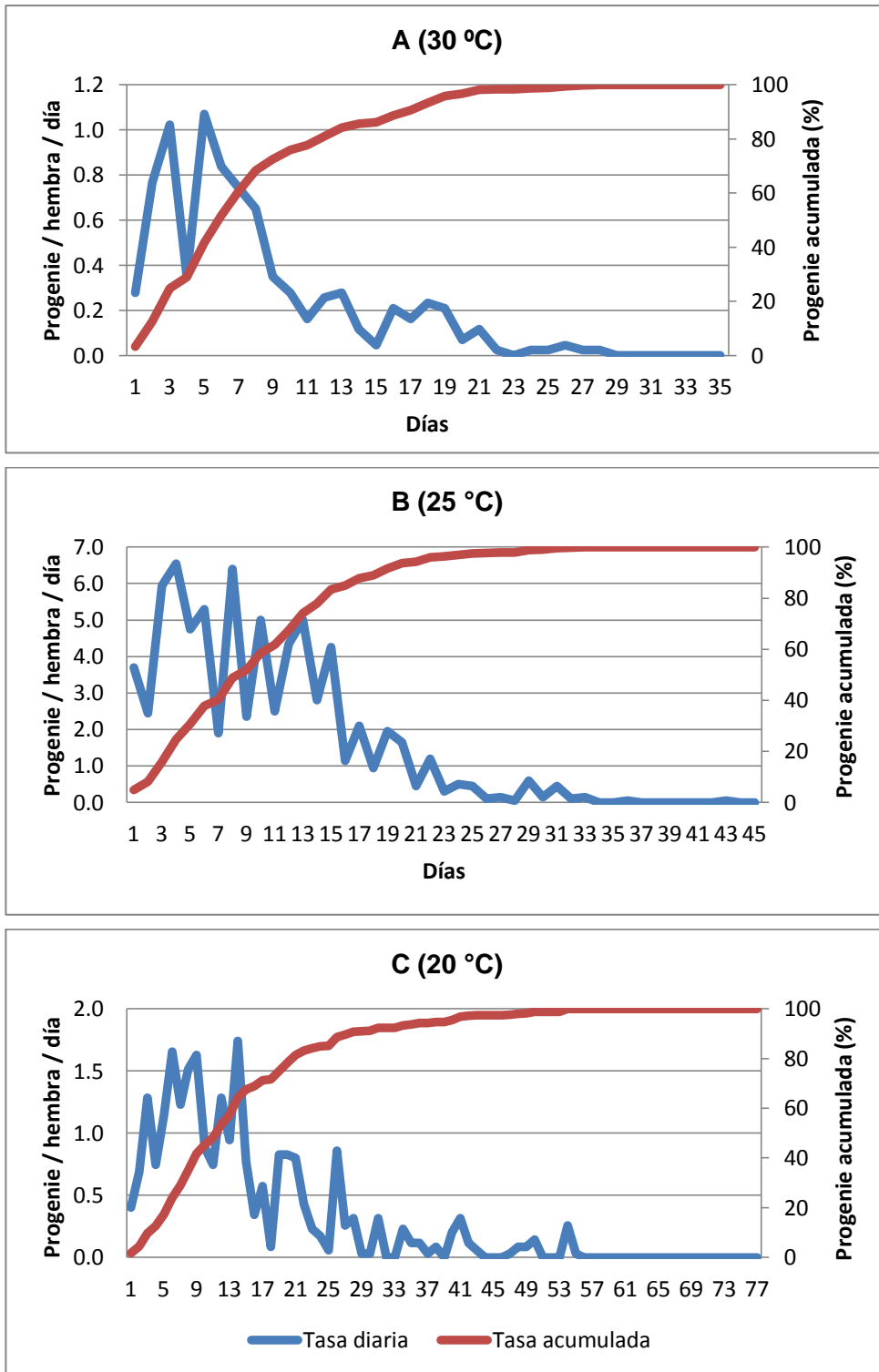


Figura 10. Variación diaria de la tasa de oviposición, así como la frecuencia relativa acumulada de la producción de progenie de hembras de *D. begini* a las temperaturas de 30° (A), 25° (B), 20° (C), 15° (D) y 10 °C (E).

..... continuación de Figura 10.

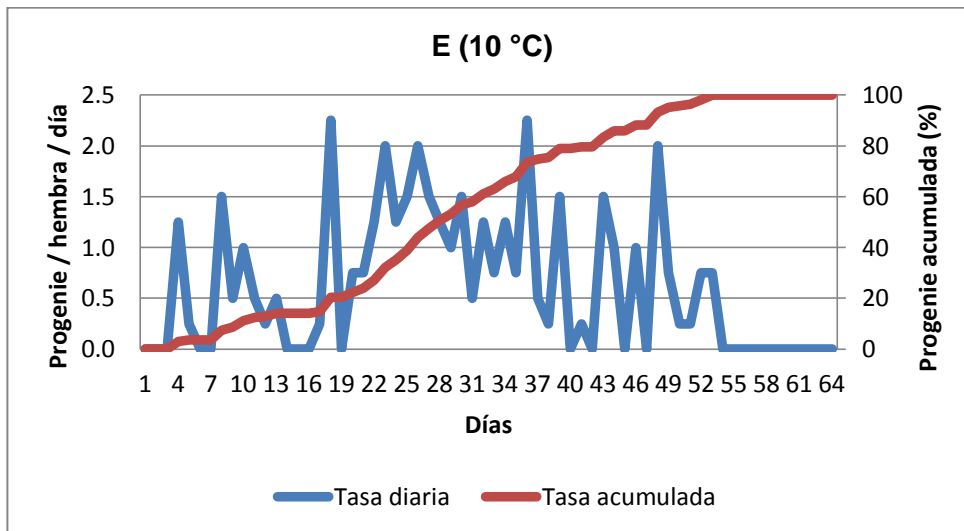
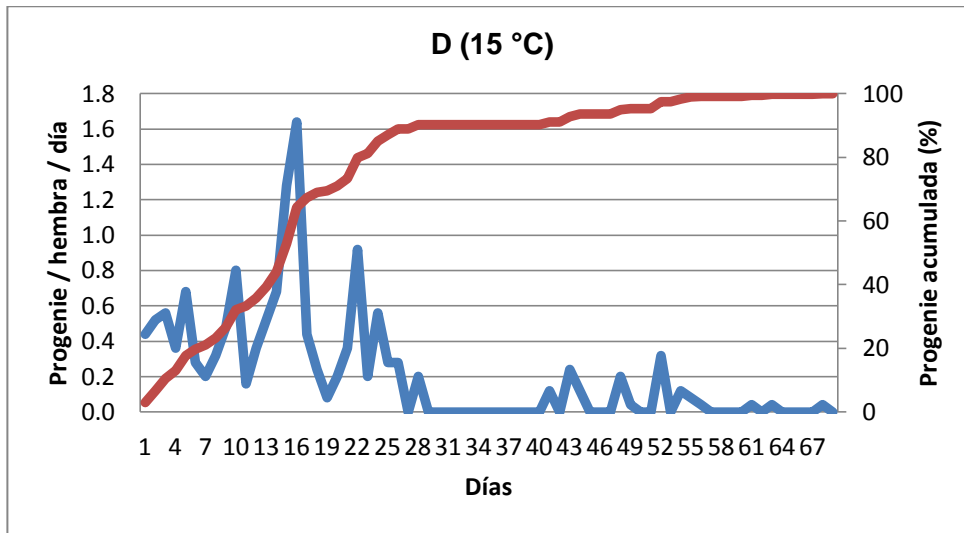


Figura 10. Variación diaria de la tasa de oviposición, así como la frecuencia relativa acumulada de la producción de progenie de hembras de *D. begini* a las temperaturas de 30° (A), 25° (B), 20° (C), 15° (D) y 10 °C (E).

4.1.7. Ratio sexual de la progenie

El número de hembras y machos de la progenie de *D. begini*, así como el ratio sexual (#hembras/#machos) obtenido para cada temperatura se presenta en la figura 11.

Los resultados muestran amplias variaciones en la proporción sexual de machos y hembras emergidos en las diferentes temperaturas, con una gran dominancia de progenie macho en todas las temperaturas evaluadas. En promedio los parasitoides expuestos a la temperatura de 30 °C produjeron la más alta proporción de hembras con 0.28 hembras por cada macho (78.3% de machos), mientras que aquellos expuestos a la temperatura de 10 °C produjeron la menor proporción de hembras con 0.01 hembras por cada macho (99.4% de machos).

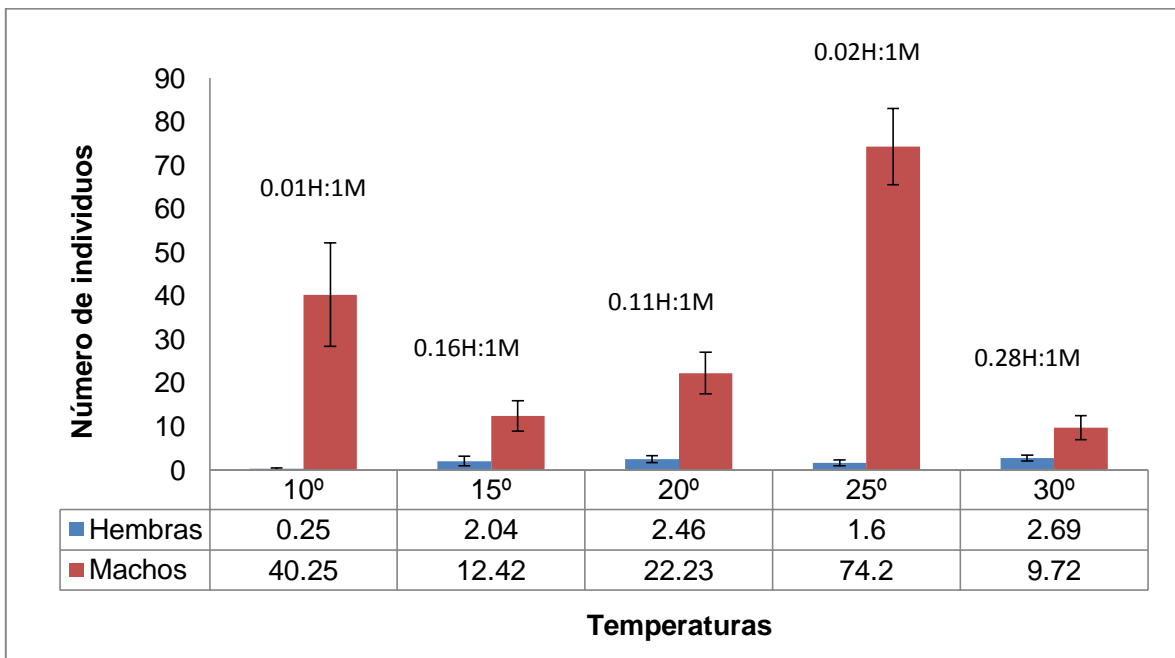


Figura 11. Proporción de hembras y machos de *D. begini* emergidos a diferentes temperaturas constantes (número de hembras por cada macho).

4.2. Observaciones sobre el comportamiento de los adultos de *D. begini*

4.2.1. Comportamiento del adulto hacia su hospedero

La hembra de *D. begini* responde rápidamente a la presencia de la mina del hospedero apenas el adulto emerge. Cuando la hembra encuentra la mina, avanza a lo largo de ésta, y continuamente balancea su cuerpo de lado a lado con el fin de que sus antenas sensibles puedan trazar los márgenes de la mina. Una vez que la hembra alcanza el extremo de la mina (donde se encuentra la larva del minador alimentándose) normalmente desenvaina su ovipositor y pincha al hospedero inyectándole una sustancia paralizante, y al cabo de unos minutos los movimientos del huésped se detienen.

La paralización del hospedero es ocasionada para cumplir tres procesos distintos e independientes. El primero es relacionado a la oviposición, donde la hembra coloca un huevo dentro de la mina a unos pocos milímetros de distancia del hospedero paralizado (Figura 12A). El segundo proceso se basa en la actividad predadora o de alimentación de la hembra de *D. begini* sobre su hospedero, denominado "Host feeding". Las larvas que sirvieron al adulto para alimentarse mostraron un aspecto de haber sido succionada y en algunos casos una coloración marrón (Figura 12B). El último proceso consiste en la paralización del hospedero sin que sea usado para oviponer o como alimento, a esto se le denomina "Host stinging" (Figura 12C). Los dos últimos procesos son difíciles de distinguir, sin embargo son las que ocasionan la muerte del hospedero de forma inmediata.

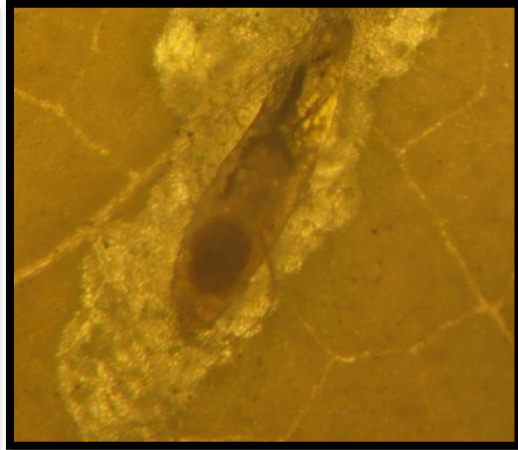
A temperatura ambiente, la hembra de *D. begini* empezó a ovopositor un día después de la emergencia del adulto y continuó hasta el día 24 (Figura 13). La reproducción diaria fue dependiente de la edad de la hembra, incrementándose gradualmente hasta el día 9, luego declinó hasta reducir a 0 el día 24. El pico de oviposición fue de 5.64 huevos/hembra/día y se observó en hembras de 9 días de

edad. La mortalidad larval por parasitación fue de 48.1 larvas de mosca minadora por hembra, variando de 10 a 96.

A



B



C



Figura 12. **A** Larva paralizada de mosca minadora al costado se puede observar un huevo de *D. begini*. **B** Larva de mosca minadora paralizada presentando una coloración marrón junto a una larva de *D. begini*. **C** Larva de mosca minadora que sirve como alimento para la larva de *D. begini*.

La mortalidad de larvas de mosca minadora por acción de la hembra pero sin parasitismo empezó simultáneamente con el comportamiento de oviposición y culminó al poco tiempo después de cesar la oviposición. La hembra del parasitoide exhibió sus picos de destrucción a los 5 y 11 días después de la emergencia, destruyendo un promedio de 18 y 16 larvas/hembra/día. El número de larvas muertas por efecto de alimentación o punción de la hembra del parasitoide sin oviposición alcanzó a 186.4 por hembra.

La mortalidad larval de *D. begini* representó el 52.7% de control biológico (11% parasitismo y 42% muertas por alimentación o punción) (Figura 14). Aproximadamente el 80% de la mortalidad larval de la mosca minadora fue debido a la actividad de alimentación o punción de la hembra adulta. La longevidad promedio fue de 19.5 días, con 100% de adultos sobreviviendo al día 11.

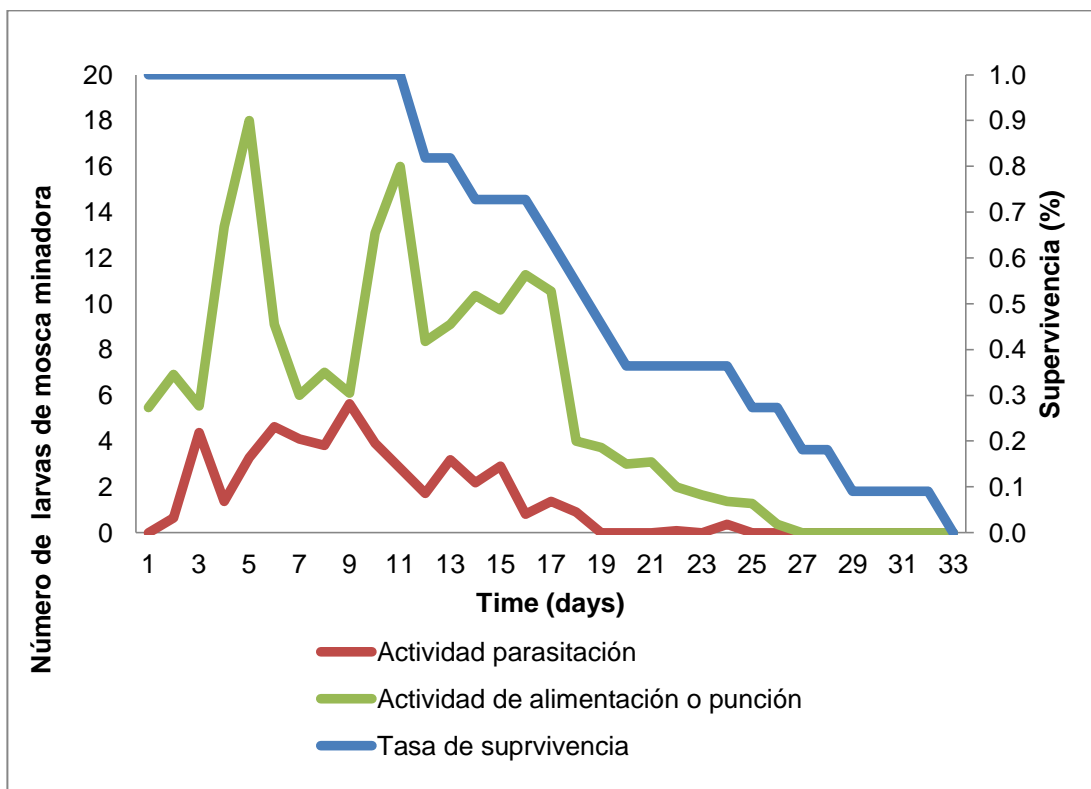


Figure 13. Variación diaria de las actividades de parasitismo y alimentación, así como la tasa de supervivencia del adulto de *D. begini*, sobre larvas de la mosca minadora *L. huidobrensis* a temperatura no controlada.

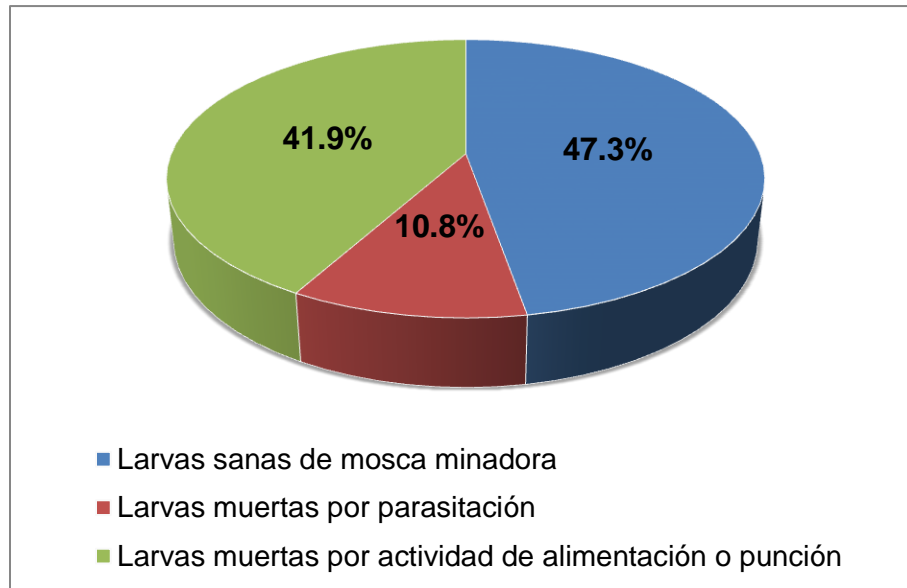


Figura 14. Población larval de la mosca minadora mostrando el porcentaje de mortalidad total causado por las actividades de parasitación y alimentación de las hembras de *D. begini* Partenogénesis.

4.2.2. Partenogénesis

A partir de los experimentos complementarios que se realizaron para determinar si la especie era partenogenética, la exposición de larvas de *L. huidobrensis* a hembras vírgenes de *D. begini* a temperatura 25 °C, toda la progenie estuvo conformada sólo por machos. Por lo tanto, *D. begini* presenta una partenogénesis de tipo arrenotokia, en la cual los machos son haploides.

4.3. Modelo fenológico de *D. begini* dependiente de la temperatura

4.3.1. Desarrollo de los modelos dependiente de la temperatura de *D. begini*

4.3.1.1. Sub-modelos de la distribución del tiempo de desarrollo dependiente de la temperatura

Los sub-modelos dependientes de la temperatura que describen el tiempo de desarrollo de los estados de huevo, larva y pupa se presentan en los anexos 1, 2 y 3, respectivamente.

El tiempo de desarrollo para los estados de huevo, larva y pupa a lo largo del tiempo (Ln-días) dada la temperatura fue estimada adecuadamente por el modelo binario Logit. Se observa que las curvas muestran una clara separación en orden de mayor a menor temperatura, indicando que a mayor temperatura se acortan los tiempos de desarrollo (Figura 15).

La variabilidad del desarrollo fue menor a medida que aumentó la temperatura, para los estados de huevo (Slope=14.85, $P<0.001$) (Figura 15A), larva (Slope=7.74, $P<0.001$) (Figura 15B) y pupa (Slope=11.36, $P<0.001$) (Figura 15C). Se puede decir que el desarrollo fue proporcional por encima del cincuenta por ciento para todas las temperaturas. Se estima que el 50% de desarrollo para el estado huevo se da en 4, 3 y 2 días, para 10°, 15° y 20 °C y menos de un día para 25° y 30° y 35 °C. Para el estado larval entre 19, 15, 7, 5 y 4 días a 10°, 15°, 20°, 25° y 30 °C, respectivamente. Para el estado pupal el 50% de desarrollo se estima en 18 (10°), 13 (15°), 7 (20°C), 6 (25°) y 4 (30°) días, respectivamente.

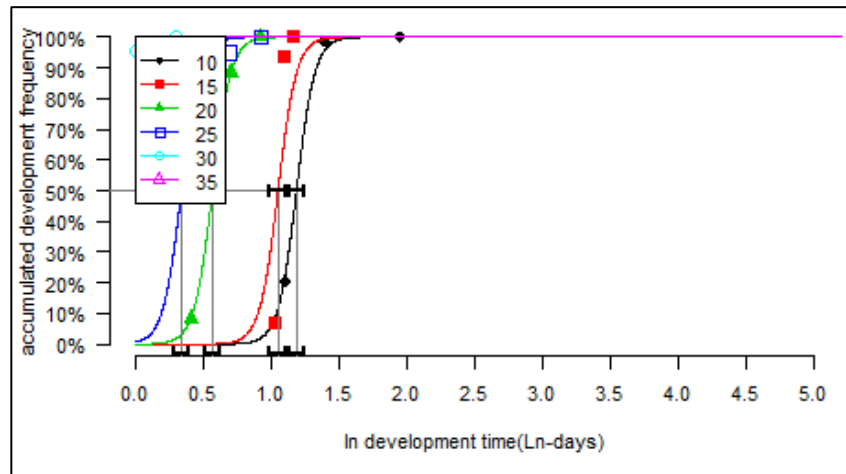
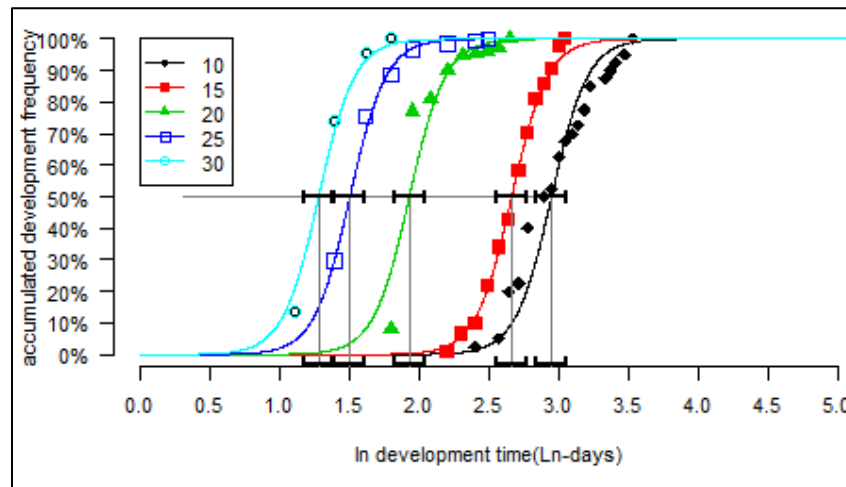
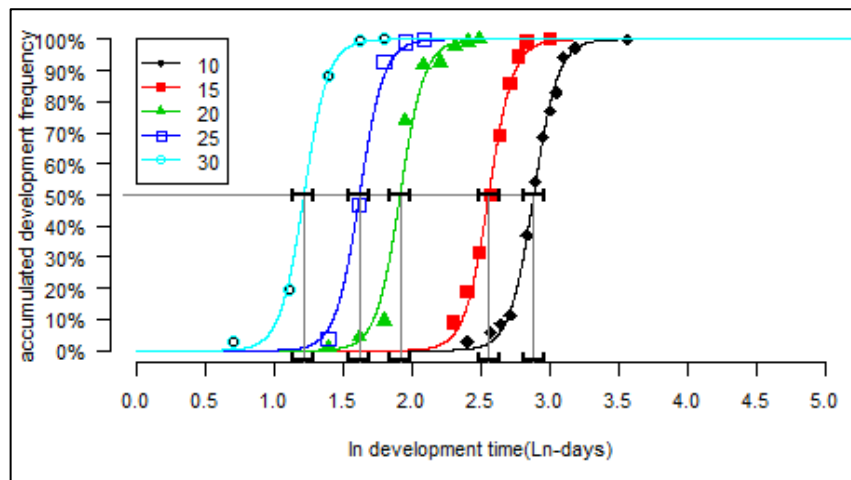
A**B****C**

Figura 15. Frecuencia acumulada de desarrollo (%) para el tiempo de desarrollo de (Ln-días) para los estados de huevo (A), larva (B) y pupa (C) para cada temperatura. La línea horizontal negra en el 50% del eje y, indica la línea en que el 50% de la población pasa al estado de pupa, las líneas verticales que se desprenden de esta indican el tiempo en que esto sucede.

4.3.1.2. Sub-modelos de la tasa de desarrollo dependiente de la temperatura

Los submodelos dependientes de la temperatura que describen la tasa de desarrollo para los estados de huevo, larva y pupa se presentan en los anexos, 4, 5 y 6, respectivamente.

La tasa de desarrollo (1/día) con respecto a la temperatura del estado huevo fue descrita apropiadamente mediante el modelo no lineal de Sharpe & DeMichele 2 ($P < 0.01$) entre 10° a 35 °C. Se observa que la tasa de desarrollo para el estado huevo aumenta en forma paulatina con la temperatura hasta los 35 °C, luego decrece bruscamente con una pendiente (Figura 16A).

La tasa de desarrollo del estado larval y pupal se representaron adecuadamente mediante el modelo Janish 1, entre 10 y 30 °C, pues a 35 °C no hubo desarrollo preimaginal (Figura 16B y C). Se observa que la tasa de desarrollo aumenta en forma paulatina con la temperatura hasta pasar los 30 °C, luego decrece con una pendiente suave.

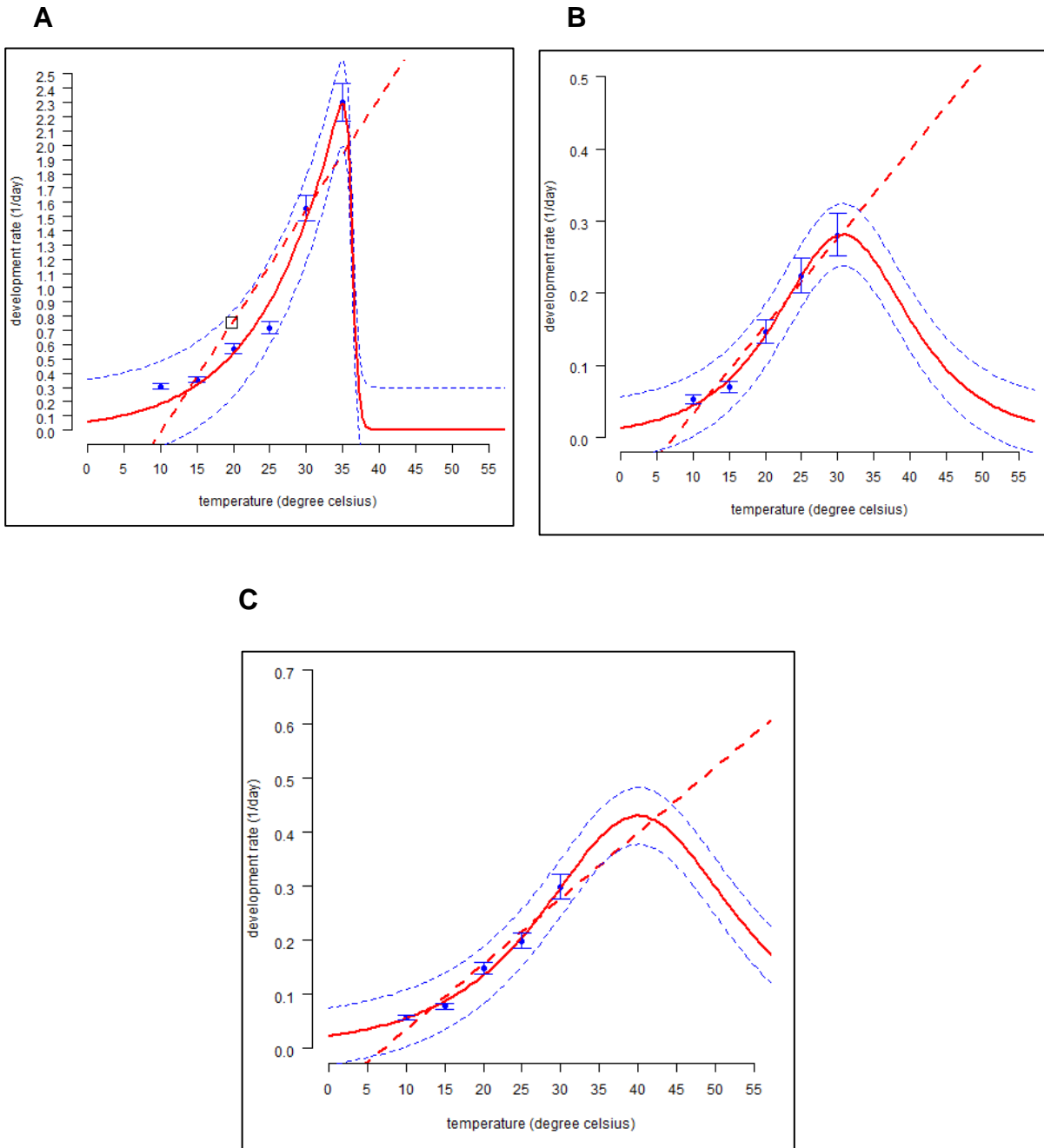


Figura 16. Tasa de desarrollo (días⁻¹) dependiente de la temperatura para los estados de huevo (A), larva (B) y pupa (C) de *D. begini*. Los puntos azules son los datos observados y las barras representan los límites de confianza. La línea roja continua representa la línea predicativa del modelo de Sharpe & DeMichele para huevo y de Janish1 para larva y pupa. La línea punteada roja hace referencia al modelo lineal.

4.3.1.3. Sub-modelos de la mortalidad de inmaduros dependiente de la temperatura

Los sub-modelos dependientes de la temperatura que describen la mortalidad para los estados de huevo, larva y pupa se presentan en los anexos 7, 8 y 9, respectivamente.

Mediante un modelo de regresión no lineal se describió el efecto de la temperatura en la mortalidad en cada estado inmaduro de *D. begini*. La mortalidad para el estado huevo fue explicada apropiadamente por el modelo Wang-1 ($R^2= 0.9999$), el porcentaje de mortalidad del estado de huevo siguió una tendencia típica en forma de parábola (Figura 17A), observándose que a temperaturas extremas (10° y 35°C) la mortalidad fue mayor que a las temperaturas intermedias (15° , 20° , 25° y 30°C), en estas demás temperaturas no se encontró mortalidad para este estado.

Para el estado larval, el modelo que explicó mejor la mortalidad fue Gompertz-Makeham ($R^2= 0.9999$), donde la diferencia entre las temperaturas extremas e intermedias fue mayor, resultando la línea de tendencia más pronunciada (Figura 17B). Por último, en el caso del estado pupal, el modelo que mejor se ajustó fue Polynomial 2 ($R^2= 0.9653$), se pudo apreciar que la línea de tendencia es mayor a la del estado larval, es decir notablemente pronunciada (Figura 17C). Esto quiere decir que la temperatura tiene una mayor influencia en los estados larval y pupal que en el estado huevo de *D. begini*.

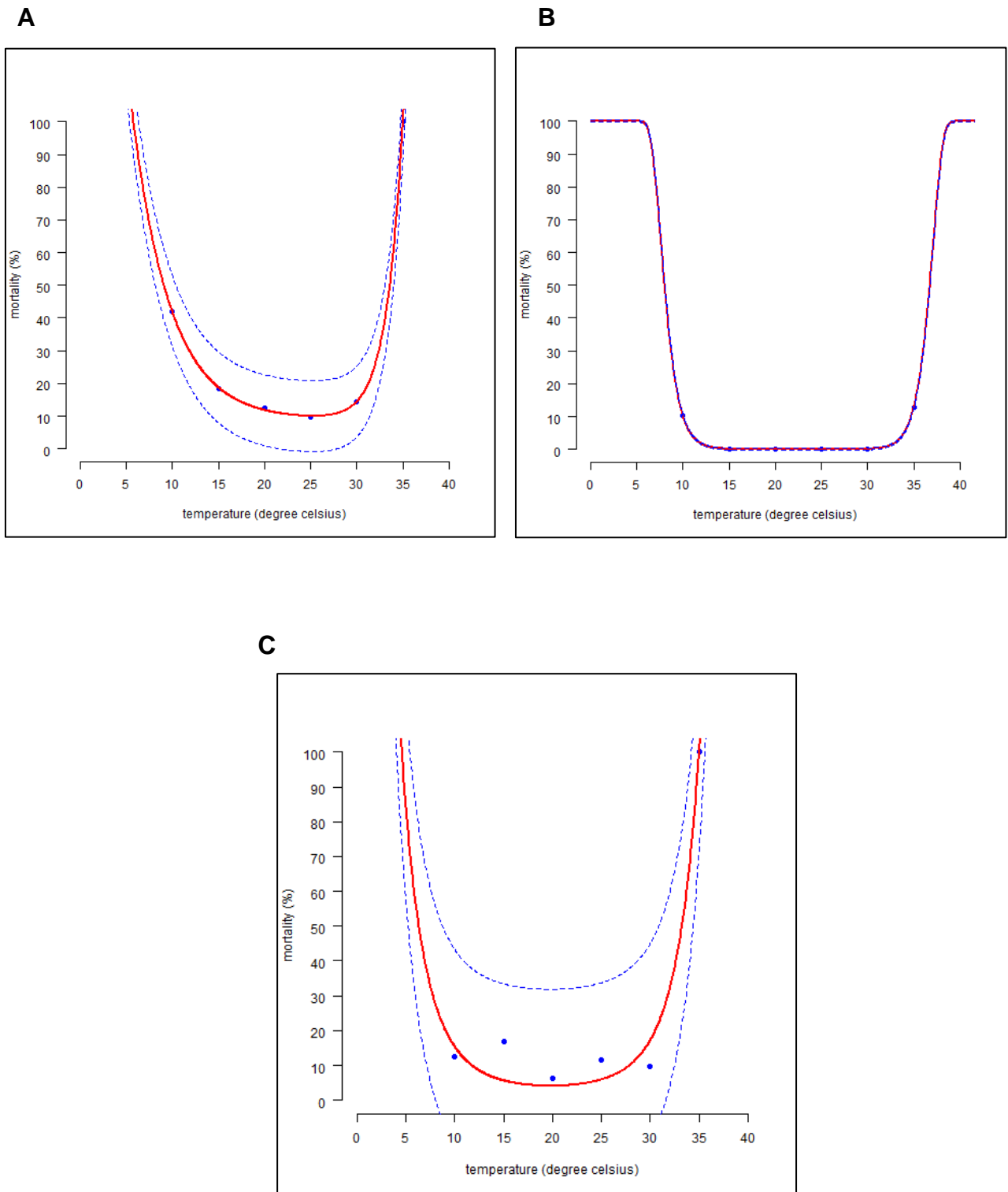


Figura 17. Tasa de mortalidad dependiente de la temperatura en los estados inmaduros de *D. begini*. Curvas en base al modelo de regresión no lineal. A: huevo, B: larval y C pupal.

4.3.1.4. Sub-modelos de la senescencia de adultos

Los sub-modelos dependientes de la temperatura que describen la senescencia de hembras y machos se presentan en los anexos 10 y 11, respectivamente.

La tasa de senescencia del estado adulto fue descrita según el modelo de Rawtoski-1. Tanto para hembras y machos, muestra una parábola donde a 10°C hay poco desgaste de energía por lo tanto el envejecimiento del insecto es lento; pero para 15°, 20° y 25 °C son casi similares. Notándose a 30°C un valor más alto que los demás, hay mayor desgaste de energía y un envejecimiento más rápido a esta temperatura. Las hembras (Figura 18A) poseen una tasa de senescencia menor que la de los machos (Figura 18B), cuando comparamos ambas parábolas, donde la curva de los machos llega hasta una tasa de senescencia cercana a 0.6 (1/días), mientras que las hembras llega a 0.5 (1/días) ambos a 30 °C en su valor máximo.

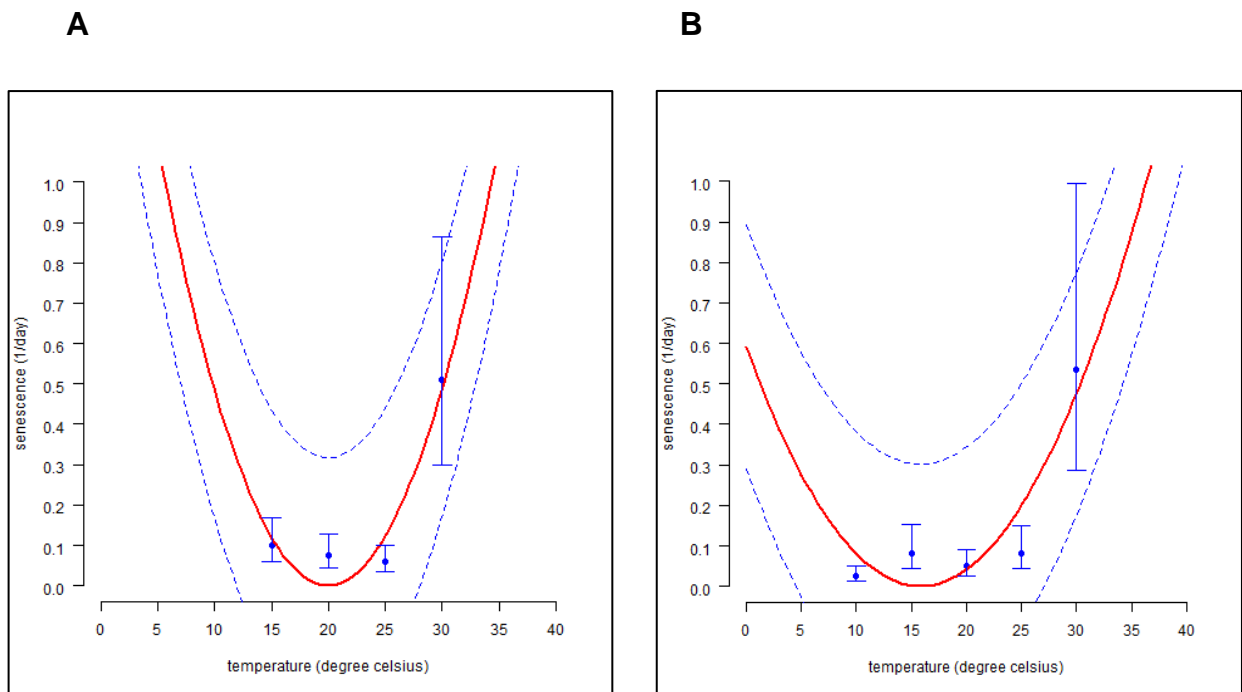


Figura 18. Tasa de senescencia de hembras (A) y machos (B) vs la temperatura, según el modelo Rawtoski 1 de *D. begini*. Los puntos azules son los datos observados, la línea roja es la línea predictiva del modelo. Las líneas punteadas azules son los límites de confianza y la línea roja es el modelo lineal.

4.3.1.5. Sub modelos para la reproducción total

La reproducción total fue descrita según el modelo de Gaussian-denominator (Anexo12), el mayor porcentaje fue a 25 °C y el menor porcentaje de reproducción total fue a 30 °C (Figura 19). Se observa un resultado atípico a temperatura 10 °C debido al número de parejas expuestas a esta temperatura que fue menor a las demás.

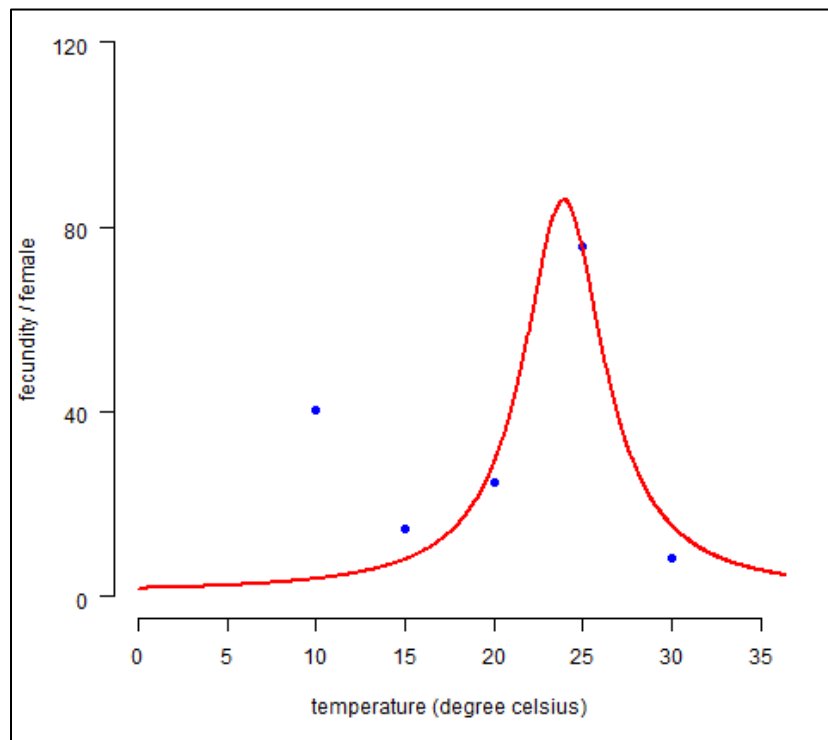


Figura 19. Fecundidad de *Diglyphus begini* dependientes de la temperatura y la edad de las hembras. Los puntos indican las medias observadas.

4.3.1.6. Sub -modelos de la frecuencia relativa de oviposición

El efecto de la temperatura en la fecundidad fue descrita por el modelo de regresión no lineal Gamma (Anexo13). En la figura 20 se puede observar que la tasa de oviposición acumulada por hembra, a excepción de 30 °C, es casi homogénea, lo cual indica que entre 15 y 20 °C el efecto de la temperatura sobre las hembras fue similar, observándose que a 25 °C al inicio de la vida de la hembra la cantidad de oviposiciones es mayor y disminuyó a medida que envejeció. Sin embargo, en altas temperaturas se altera la frecuencia de oviposición de las hembras desde el principio y a lo largo de toda su vida.

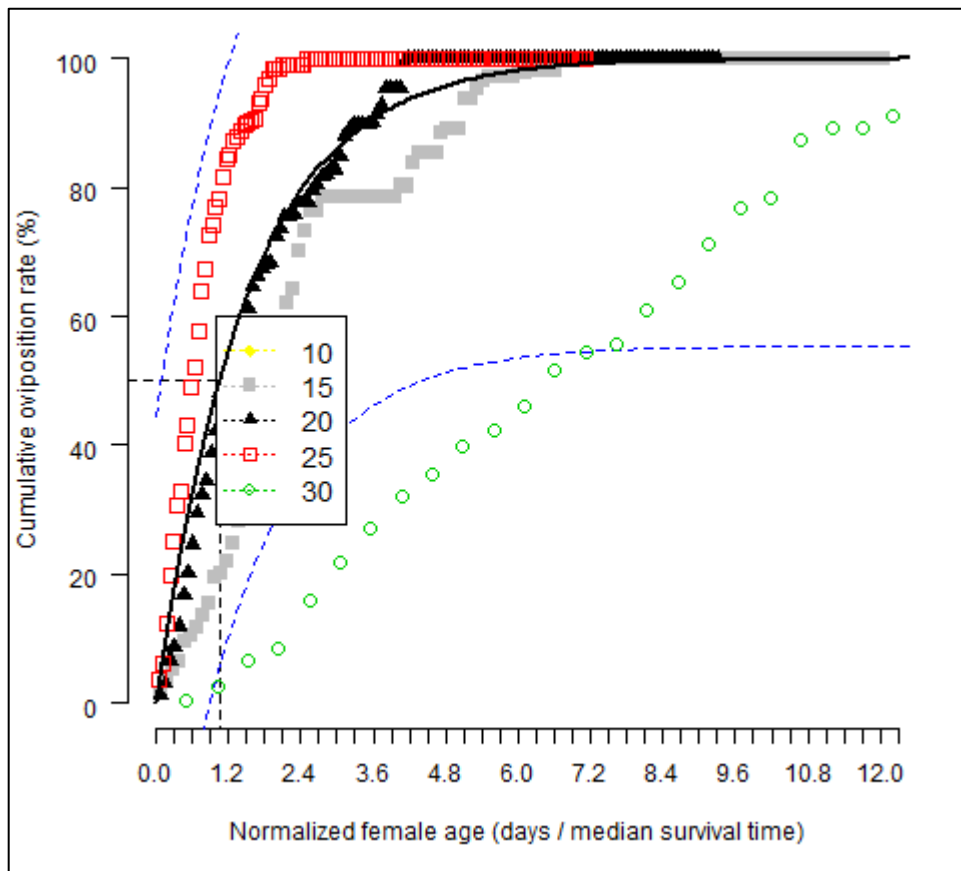


Figura 20. Tasa acumulada de oviposición (%) vs la edad normalizada de las hembras, (días de sobrevivencia de una hembra entre el tiempo de sobrevivencia promedio de las hembras en cada temperatura). La línea de color negro es la tendencia del modelo, líneas punteadas de azul, son los intervalos de confianza. Cada punto de color indica una temperatura.

4.3.2. Simulación de los parámetros poblacionales

Los parámetros establecidos a temperaturas constantes para poblaciones de *D. begini* se desarrollan entre rangos de temperatura que va desde 15° a 31 °C (Tabla 7) (Figura 21). La tasa bruta (GRR) fue mayor a una temperatura de 24° C (27,5 de progenie hembra por una hembra) y menor a 15 °C (1,1 hembras por una hembra), siguiendo una tendencia de ecuación cúbica en función a la temperatura.

La tasa de reproducción neta (R_0) mostró una tendencia de una ecuación cúbica con un R de 0.75, donde disminuyó a 31 °C con 0,7 hembras por hembras, las temperaturas con un mayor valor fueron la de 24 °C en primer lugar seguida de la de 22 °C, con 9,8 y 7,0 respectivamente. A 15 °C se obtuvo el valor mínimo de 0,9 hembras por hembras.

Para el parámetro de tasa de crecimiento natural o intrínseca (r_m), el valor óptimo para que la población crezca fue entre 24 – 26 °C, seguido de 24 °C con 0.116 y 0.114 respectivamente, el menor valor se obtuvo a 16 °C con 0.004. El modelo que explica mejor el comportamiento de esta tasa fue un modelo de ecuación cúbica con un R de 0,95.

El parámetro de tasa de crecimiento finita, (λ) representa el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de tiempo. Esta unidad es el tiempo que demora una generación en nacer hasta ovipositar el 50% de huevos en cada temperatura. A temperaturas de 15 a 31 °C permiten el desarrollo de *D. begini*. La temperatura constante de 26 °C es la que aumenta más hembras por generación con un tasa de 1,12; por otro lado el mínimo lo obtuvo 31 °C con 0,98. Este parámetro sigue un comportamiento de ecuación cúbica en función a las condiciones que se impusieron en el experimento ($R=0,94$).

El parámetro T o tiempo de generación que indica el tiempo en días entre el nacimiento de una generación y el 50% de la generación siguiente en días fue mayor a menores temperaturas, ya que se obtienen directamente de las tasas de desarrollo. Los valores fueron de 15, 16, 18, 19 y 22° C de 34,8; 34,6, 49,4 y 35,1

respectivamente el modelo que explica bien el comportamiento de los datos observados es el modelo de ecuación cúbica ($R=0,69$). El tiempo doble (Dt) en días (tiempo necesario para doblar la población) a temperaturas 26 y 24 °C fueron óptimas para doblar el tiempo de población con valores de 6,0 y 6,1 respectivamente, para 16 y 30 °C se obtuvieron valores altos 197,3 y 184,9 respectivamente, lo que significa que a esas temperaturas tardan más tiempo en doblar su población, por otro lado su comportamiento a temperaturas extremas no es posible estimar debido a que no se tiene mucha emergencia de adultos.

Tabla 7. Parámetros observados obtenidos de la tabla de vida de *D. begini*, en temperaturas constantes.

Temperatura (°C)	Parámetros					
	GRR	Ro	Rm	T (GL)	λ	Dt
15	1.13	0.8856	-0.0035	34.79	0.9965	-198.47
16	1.42	1.1294	0.0035	34.64	1.0035	197.33
18	3.05	1.9063	0.0130	49.39	1.0131	53.07
19	5.62	2.2229	0.0081	98.74	1.0081	85.68
22	19.99	6.9617	0.0553	35.10	1.0568	12.54
24	27.46	9.8716	0.1142	20.04	1.1210	6.07
26	16.16	5.9313	0.1156	15.40	1.1225	5.99
28	6.57	2.5559	0.0715	13.12	1.0741	9.69
30	3.09	1.0456	0.0037	11.89	1.0038	184.89
31	2.71	0.7455	-0.0252	11.66	0.9751	-27.53

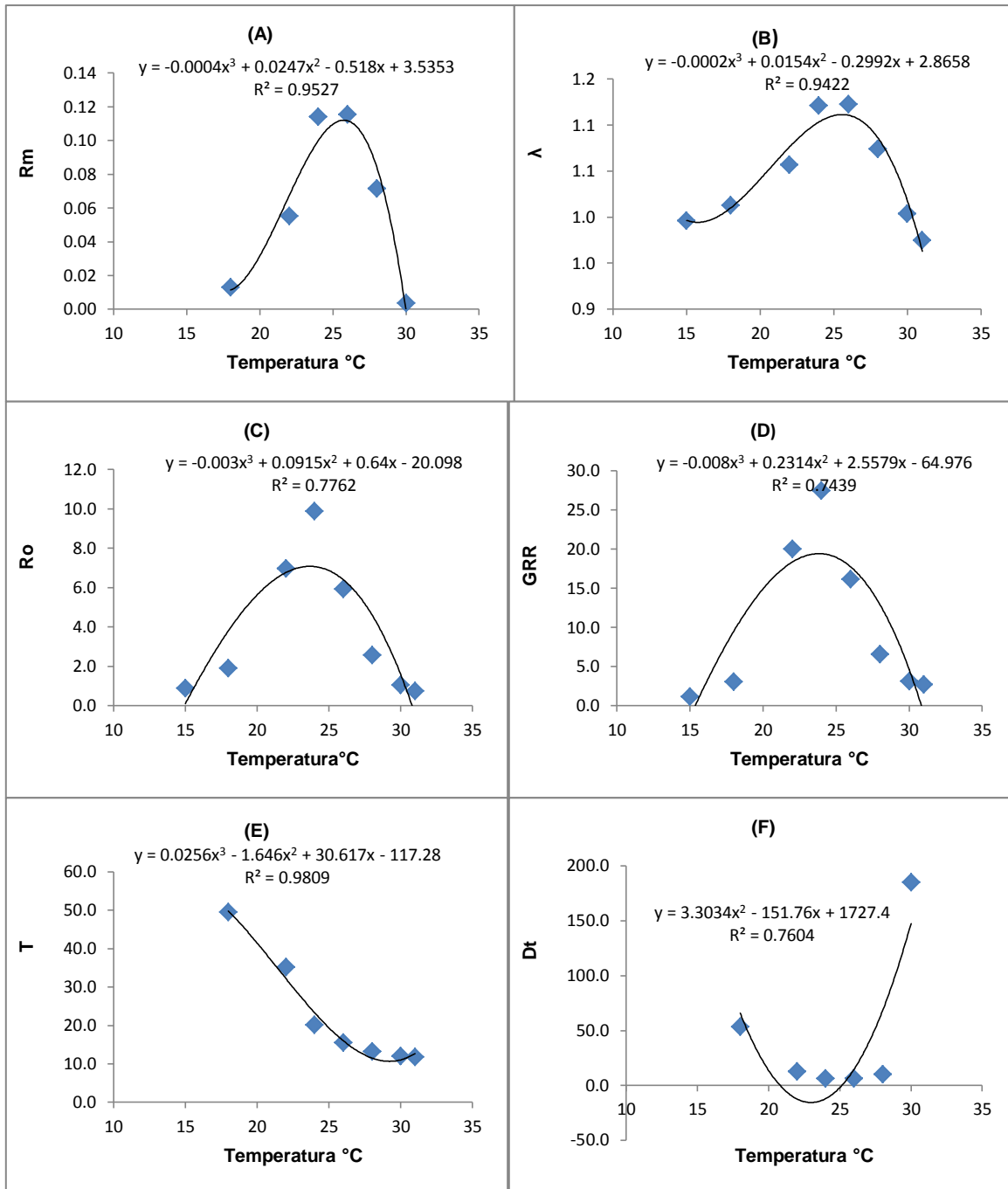


Figura 21. Parámetros de la tabla de vida de *D. begini* obtenido usando la simulación determinística. (A) Tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m), (B) tasa finita de crecimiento (λ), (C) tasa neta de reproducción (R_0), (D) tasa gruesa de reproducción (GRR), (E) tiempo generacional medio (T); (F) tiempo de duplicación (Dt). Los puntos azules son los puntos observados. La línea continua es la tendencia del modelo.

4.3.3. Validación del modelo fenológico para *D. begini*

Las simulaciones son bien establecidas cuando se comparan con los datos colectados de temperaturas fluctuantes. Para una verificación visual, en la Figura 22 se reflejan valores simulados y observados, estos últimos obtenidos de los resultados del seguimiento de 133 ectoparasitoides a temperatura ambiente bajo la misma metodología usada para el análisis del ciclo de vida de *Diglyphus begini* a temperaturas constantes. Los meses en que se desarrolló este experimento fueron entre Noviembre a Enero, siendo una época con temperaturas altas donde *D. begini* tiene un desarrollo más rápido, con una reproductividad mayor que en épocas frías. Se estima que la población de ectoparasitoides crecería en épocas cálidas del año.

La simulación del modelo fenológico a temperaturas fluctuantes indica que la población de *D. begini* podría potencialmente incrementarse con una tasa finita de 1.02 hembras/hembra/día, en un tiempo medio generacional de 22.2 días y un tiempo de duplicación de la población de 30.7 días. En la validación de los parámetros poblacionales de *D. begini* no se observaron diferencias significativas entre los valores simulados y observados en la mayoría de los parámetros evaluados, concluyéndose que el modelo simuló adecuadamente los valores registrados bajo temperatura fluctuante. La mayor discrepancia se obtuvo en la simulación de la reproducción gruesa (GRR) que fue sobrestimada en un 81%.

El modelo simuló un tiempo de desarrollo de 16.2 días de huevo a adulto, muy similar al registrado bajo temperatura fluctuante (11.9 días) (Tabla 8). El modelo simuló un mayor tiempo de desarrollo para los estados de huevo, larva y pupa en 0.9, 0.8 y 2.5 días, respectivamente. Con respecto a la mortalidad de los estados inmaduros fue adecuadamente simulada por el modelo de validación. La mortalidad simulada del estado de huevo fue 0.8% menor que la observada. En el estado larval la mortalidad simulada fue 3% mayor que la observada. Para el estado pupal la diferencia entre mortalidad simulada y observada fue de 5.6%.

Para una verificación visual, la figura 22 muestra el desarrollo detallado de los estados de huevo, larva, pupa del ciclo de *D. begini* monitoreado en La Molina.

En la Figura 22 se observa que los valores observados para el desarrollo de los estados huevo, larval y pupal son semejantes a los simulados. Sin embargo se observa una menor población de individuos hembras con una longevidad mayor a los valores observados. En el caso de machos, la población es similar en ambos valores observados y simulados.

Tabla 8. Resumen estadístico de la tabla de vida de *D. begini* con valores simulados y observados para tiempo de desarrollo, mortalidad y parámetros poblacionales.

	Simulado	*Observado
Parámetros de tabla de vida		
Tasa intrínseca de crecimiento (r_m)	0.020 (\pm 0.026)	0.031
Tasa neta de reproducción (R_0)	1.621 (\pm 0.822)	1.992
Tasa bruta de reproducción (GRR)	5.015 (\pm 4.414)	26.682
Tiempo medio de generación (T)	22.219 (\pm 1.621)	22.43
Tasa finita de crecimiento (λ)	1.020 (\pm 0.027)	1.031
Tiempo de duplicación (Dt)	30.734 (\pm 55.357)	22.564
Tiempo desarrollo (días)		
Huevo	1.923 (\pm 0.043)	1.008
Larval	6.101 (\pm 0.266)	5.25
Pupal	8.220 (\pm 0.173)	5.664
Estados inmaduros	16.244	11.922
Mortalidad (%)		
Huevo	0 (\pm 0)	0.008
Larval	0.090 (\pm 0.040)	0.061
Pupal	0.169 (\pm 0.052)	0.113
Estados inmaduros	0.259	0.182

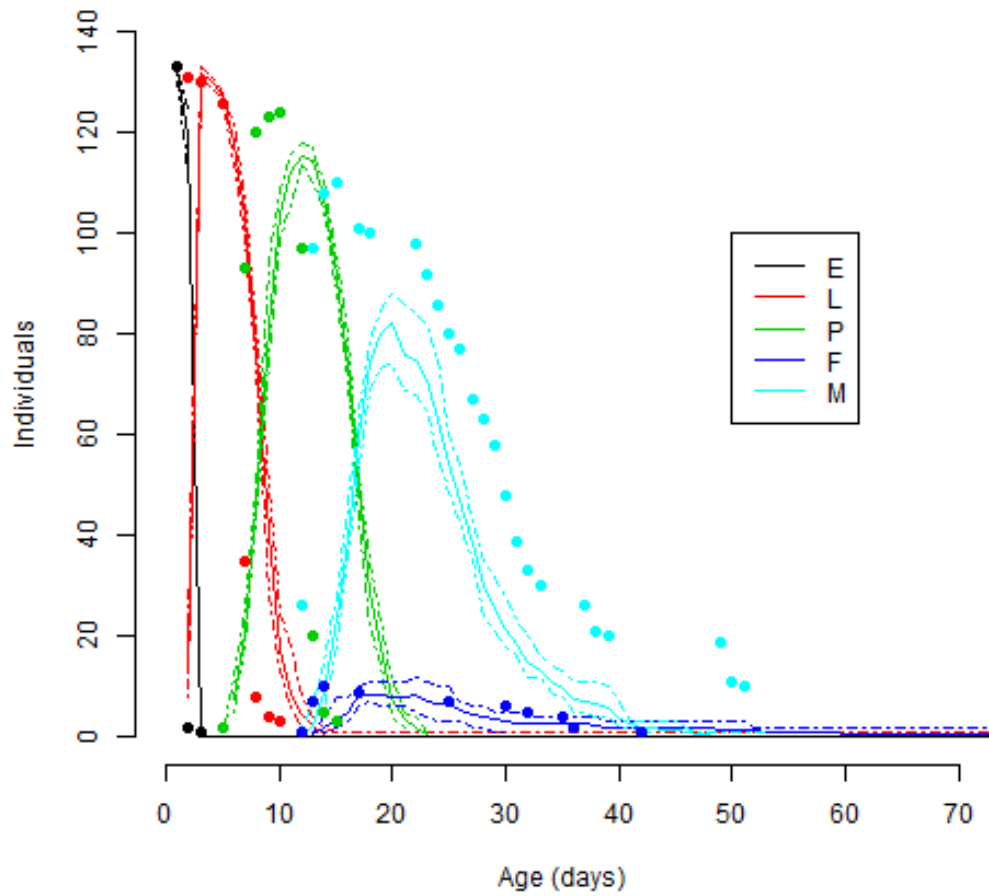


Figura 22. Comparación de resultados simulados (líneas) con los datos observados en las tablas de vida estudiadas para temperatura ambiente. Las líneas continuas son los porcentajes de datos simulados, las líneas punteadas indican el valor máximo y mínimo obtenido de las simulaciones. Los puntos son de los datos observados para una tabla de vida. E (estado huevo), L (estado larval), P (estado pupal), F (Hembras) y M (machos).

CAPITULO V

5. DISCUSIÓN

5.1. Efecto de la temperatura en el ciclo de vida de *D. begini*

La temperatura es una variable que afecta el ciclo de desarrollo de los estados inmaduros y en el adulto su reproducción, longevidad y proporción sexual. A pesar que los insectos no estén sujetos a temperaturas constantes de manera natural, un estudio en condiciones controladas puede mostrar un valor en la dinámica poblacional de ciertas especies (Summers *et al*, 1984). Nuestros resultados muestran claramente que la temperatura tuvo una influencia significativa en el **ciclo desarrollo** de *Diglyphus begini*. El tiempo y la tasa de desarrollo fueron positivamente correlacionados con la temperatura en el rango de 10 a 30 °C. A 35 °C no se observó desarrollo de *D. begini*, indicando que esta temperatura cae fuera del rango de temperatura para el desarrollo. Al respecto, los estudios del efecto de la temperatura en el ciclo de vida de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* revelan que este insecto (como hospedero de *D. begini*) tampoco se desarrolla a 35 °C, como ocurre con su parasitoide. De acuerdo a estos resultados se puede sugerir que existe una co-evolución entre el minador y su parasitoide (Haghani *et al*. 2006).

En la literatura existe escasa información sobre el ciclo biológico de esta especie. El tiempo de desarrollo promedio de *D. begini* de huevo a adulto publicado por Doult (1957) fue de 11 días a 25.5 °C, actuando como parasitoide de *Phytomyza atricornis* Meigen minando hojas de *Sonchus oleraceus* L. Similarmente, Heinz y Parrella (1990) encontraron a 24.1 °C un promedio de desarrollo de 13.9 días (hembras) y 12.3 días (machos) para *D. begini* criado en *L. trifolii* en hojas de crisantemo. Ambos estudios se encuentra dentro del rango de nuestros resultados a 25 °C (12.3 días). En especies relacionadas al género *Diglyphus*, especialmente *Diglyphus isaea*, *D. minoeus* y *D. pusztensis*, se ha

observado que el ciclo desarrollo está dentro de un rango de 15 °C (30 días) a 30 °C (9 días), muy similar al registrado para nuestra especie; sin embargo la especie *D. minoews* no desarrolló estados inmaduros a 30 °C (Hondo *et al.* 2005, Haghani *et al.* 2007). Por el contrario *D. websteri*, presente en la costa peruana, posee un rango de desarrollo de 15 a 35 °C. En todos los casos de estudios relacionados al efecto de la temperatura para el ciclo de desarrollo de parasitoides, la relación es inversamente proporcional, es decir a mayor temperatura se acorta el tiempo de desarrollo de los estados inmaduros del insecto (Prudencio, 2001; Valencia, 2008; Ramírez, 2008; Haghani, *et al.*, 2007; Goncalves y Almeida, 2005; Bazzocchi *et al.*, 2002;). Esta respuesta puede ser atribuida a un incremento en la actividad metabólica de los parasitoides a medida que la temperatura de crianza aumenta (Smith y Hubbes, 1986).

La estimación de los **umbrales de temperatura mínima teórica** para hembras y macho de *Diglyphus begini* fue 6.1 °C. Este umbral permite conocer la mínima temperatura a la cual se desarrollan los parasitoides. Nuestros resultados muestran que *D. begini* posee un umbral de temperatura menor que las especies del mismo género como *Diglyphus isaea* (9.4 °C) (Haghani *et al.* 2007), *D. minoews* (8.4 °C), *D. pusztensis* (8.8 °C) (Hondo *et al.* 2005) y *D. websteri* (9.0°C) (Burgos 2013). El valor de la constante térmica (DD) para que *Diglyphus begini* complete su desarrollo (220.4 DD), fue mayor que los observados para las especies *D. isaea* con 161.3 DD, *D. pusztensis* con 192.3 DD y *D. minoews* con 196.1DD, pero inferior al observado para *D. websteri* con 238.1 DD (Haghani *et al.* 2007, Hondo *et al.* 2005, Burgos 2013). El umbral de temperatura baja y constante térmica se han estimado por la ecuación lineal en numerosos estudios (Roy *et al.* 2002). El modelo lineal ha sido ampliamente utilizado, ya que requiere un mínimo de datos para la formulación, es muy fácil de calcular y aplicar. Por otra parte, es el método más simple y más fácil para la estimación de la constante térmica (K) (Worner 1992). Debe tenerse en cuenta que la ecuación lineal es el sólo ecuación que permite calcular la térmica constante.

La temperatura es considerada el factor más importante en la **mortalidad** de los estados inmaduros de los insectos (Hoy, 1998). A las temperaturas estudiadas la mayor mortalidad de *D. begini* se observó en el estado larval y la menor en el estado de huevo. Por el contrario, Burgos (2013) encontró la mayor mortalidad de *D. websteri* en el estado de pupa. Nuestros resultados muestran que la mortalidad total fue significativamente más alta a 10 °C (54.6%) y 35°C (100%), siendo las temperaturas entre 15 y 30 °C las más apropiadas para la sobrevivencia del parasitoide. Estas observaciones concuerdan con la conclusión de Ratte (1985) donde la curva de mortalidad versus temperatura en insectos generalmente presenta una forma de 'U', con los mayores valores a temperaturas extremas.

La longevidad de adultos *Diglyphus begini* decreció con el incremento de la temperatura entre 10° a 30 °C, siendo la longevidad de las hembras significativamente mayor que la de los machos en casi todas las temperaturas en estudio. Para la especie *D. isaea* las hembras duplican el tiempo de longevidad de los machos a 23 °C (Gonçalves y Almeida 2005). Por el contrario, en *D. websteri* la longevidad de machos fue mayor que la de las hembras a todas las temperaturas (Burgos, 2013). Nuestros resultados representan el primer registro de producción de progenie (fecundidad) de esta especie, lo cual mostró una alta variabilidad con respecto a la temperatura. Los menores valores de progenie se observaron a las temperaturas de 15° y 30 °C y los mayores valores a 20° y 25 °C, concluyéndose que la temperatura óptima para *D. begini* estaría en el último rango de temperaturas. En un estudio, Heinz y Parrela (1990) establecieron que el mayor número de oviposuras fue a 24 °C de temperatura, lo cual se encuentra dentro del rango de nuestros resultados. Para las especies del mismo género especialmente en *D. poppoea* y *D. websteri* la temperatura óptima de oviposición es de 23° y 25 °C respectivamente (Gonçalves y Almeida 2005, Burgos 2013).

5.2. Modelo fenológico dependiente de la temperatura para *D. begini*

En nuestro estudio, las ecuaciones no lineales establecidas por el programa ILCYM describieron el desarrollo, supervivencia y oviposición dependiente de la temperatura para *D. begini*, y permitieron el desarrollo de un modelo fenológico global. En base a este modelo se simularon los parámetros poblacionales a temperaturas constantes que indican que la población de *D. begini* se desarrolla dentro del rango de temperaturas de 10° a 30 °C, con una temperatura óptima a 24 °C. En la literatura no existen estudios similares en *D. begini* y nuestra más cercana referencia es el modelo fenológico desarrollado para *D. websteri*. Los parámetros poblacionales simulados a temperaturas constantes indicaron que las poblaciones de *D. websteri* se desarrollan entre de 15 y 35 °C con una temperatura óptima entre 25 y 28 °C, concluyendo que *D. websteri* se adapta a condiciones más cálidas que *D. begini*.

Los modelos fenológicos constituyen una herramienta para conocer el comportamiento de una población, observándose el tiempo de desarrollo, mortandad, fertilidad de un ser vivo y las proporciones sexuales (Cardona y Oatman, 1975), siendo una herramienta básica para elaborar estrategias de control. *D. begini* posee un amplio rango de adaptación a diferentes minadores infestando una gran diversidad de plantas, demostrando su gran potencial para el control biológico de diferentes asociaciones minador-cultivo. Las tasas de desarrollo estimados y el potencial de crecimiento de la población a diferentes temperaturas también pueden ayudar en la comprensión de la dinámica estacional de *D. begini* en relación con el inicio de su abundancia y su uso como controlador biológico. Asimismo, los parámetros poblacionales pueden ayudar a determinar si es que un parasitoide es un buen candidato como controlador biológico de una determinada plaga. Tal es el ejemplo presentado por Minkenbergh (1990), en el cual basándose en la tasa intrínseca de crecimiento (r_m) y reproducción neta (R_0) de *Diglyphus isaea* Walker se determinó que esta especie era una candidata promisoriosa para el control biológico estacional de *Liriomyza* en cultivos de tomate en el oeste de Europa.

Los parámetros de las tablas de vida estimadas en este estudio para *D. begini* a temperaturas constantes reflejan su potencial de crecimiento dependiente de la temperatura, el cual se puede emplear luego en sistemas de información geográfica (SIG) para la predicción de su comportamiento bajo temperaturas fluctuantes en diferentes contextos agroecológicos. Al respecto, Dávila (2011) estableció el modelo fenológico dependiente de la temperatura para *Apanteles subandinus* Blanchard, parasitoide de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella* y la validación del mismo a través del programa ILCYM. Las simulaciones geográficas muestran que *A. subandinus* posee potencial para introducirlo a diferentes condiciones climáticas del mundo para el control de *P. operculella*, especialmente a las zonas tropicales y templadas del planeta. Por último, el modelamiento geoespacial de *D. begini* basado en los resultados del modelo fenológico dependiente de la temperatura y vinculado a GIS permitirá un análisis detallado de los efectos del cambio climático en la propagación de este parasitoide en diversas partes del mundo.

5.3. Potencial de *D. begini* como agente de control biológico de *L. huidobrensis*

En la presente investigación se comprobó que *D. begini* puede ser efectivo en el control de la plaga a través del mecanismo de paralización que ejercen las hembras en larvas hospederas, reduciendo grandes poblaciones de moscas minadoras. Los datos obtenidos nos muestran que la mortalidad por paralizaciones (41.9%) fue mayor que la mortalidad por parasitación (10.8%) de larvas del hospedero. Estos resultados confirman estudios hechos en ectoparasitoides como *D. intermedius* donde también predominó la muerte por paralizaciones (Patel & Shuster, 1991). Asimismo, Burgos (2013) observó que las paralizaciones que realizaban los adultos de *D. websteri* sobre larvas del segundo y tercer estadio larval de *L. huidobrensis* eran continuas y eran directamente proporcionales con el incremento de temperatura. La mayor mortalidad de minadores por *D. websteri* tanto en paralización como en oviposición ocurrió a 25

°C, con un promedio de 40.5% de mortalidad total del minador (34.4% por alimentación y paralización y 6.1% por oviposición).

En condiciones comerciales, Cure y Cator (2003) evaluaron la actividad depredadora y de parasitismo de *Diglyphus begini* (Ashm) para el control biológico de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* (Blanch.) en invernaderos de *Gypsophila paniculata* L. para la exportación. El efecto de la depredación fue el primero en ser observado en el campo, seguido por el efecto del parasitismo. Al final del ciclo vegetativo del cultivo, ambos factores de mortalidad tuvieron un efecto combinado de control de 70% del minador de la hoja. Después de la floración, el control alcanzó el 90% sin necesidad de insecticidas. Ambos autores enfatizan que el efecto de depredación por *D. begini* es generalmente ignorada en las evaluaciones de monitoreo y por lo tanto se subestima la acción de este parasitoide.

La mortalidad ejercida por *D. begini* en los minadores de hojas, además del parasitismo propiamente dicho, se explica por dos comportamientos propios de la hembra. El primero corresponde a la alimentación sobre el hospedador (*host feeding*) donde las avispas adultas se alimentan de cierta proporción de larvas minadoras (Jervis y Kidd, 1986). La magnitud de la mortalidad debida a la alimentación sobre el hospedador, puede ser similar o incluso mayor que la causada por el parasitismo propiamente dicho (Amalin *et al.*, 2002; Bernardo *et al.*, 2006), como el observado en nuestro estudio. Sin embargo, el efecto de la alimentación sobre el hospedador, funcionalmente equiparable a depredación, es frecuentemente ignorado y puede subestimar notablemente los niveles de mortalidad causados por las especies de parasitoides (Cure y Cantor, 2003). El segundo comportamiento corresponde a la paralización y muerte de las larvas minadoras sin que sean utilizadas para colocar huevos ni para alimentarse (*host stinging*) y suele observarse en parasitoides de minadores de los géneros *Diglyphus* Walker, *Sympiesis* Foerster y *Pnigalio* Schrank (Hymenoptera, Eulophidae) (Casas, 1989). Este comportamiento, interpretado como una forma de disminuir el número de larvas minadoras en la planta para asegurar la

supervivencia de aquellas parasitadas, varía con el tamaño de los hospedadores disponibles, su densidad, el tamaño de las jaulas en que se crían los parasitoides y con la temperatura (Heinz y Parrella, 1989; Patel y Schuster, 1991; Patel *et al.*, 2003, Salvo y Valladares, 2007).

La mortalidad atribuida a las actividades de “*host feeding*” y “*host stinging*” constituyen un valor añadido a la eficacia de los parasitoides, ya que contribuyen a aumentar la mortalidad total producida sobre la población plaga, tal como lo corrobora nuestro estudio. Las actividades complementarias de mortalidad de *D. begini* contribuyeron con un 42% adicional de mortalidad, demostrando su real potencial en el control natural de *L. huidobrensis*, lo cual lo hace un buen candidato en el control biológico de minadores dentro de una estrategia de manejo integrado de plagas.

CAPITULO VI

6. CONCLUSIONES

- i. La temperatura tuvo una profunda influencia en el desarrollo de inmaduros y en la longevidad, reproducción y ratio sexual de adultos de *D. begini*, los cuales se desarrollaron dentro del rango de 10° a 30 °C.
- ii. *D. begini* es un gran potencial para el control biológico de larvas de *L. huidobrensis* a través de las actividades de paralización, ejercido por las hembras del parasitoide en larvas del minador.
- iii. La mortalidad atribuida a las actividades de alimentación sobre el hospedero y paralización sin parasitación ni alimentación del hospedero constituyen un valor añadido a la actividad de parasitación de *D. begini*, contribuyendo a la mortalidad total sobre la población plaga.
- iv. Las ecuaciones no lineales permitieron el desarrollo de un modelo fenológico global a temperaturas constantes, que indican que la población de *D. begini* se desarrolla dentro del rango de temperaturas de 10° a 30 °C, con una temperatura óptima a 24 °C.

CAPÍTULO VII

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABD-RABOU S. 2006. Hymenopterous parasitoids as a bioagent for controlling homopterous insects in Egypt. *Journal of Agricultural Research* 6:1-59.
- ABE Y. y M. TAHARA. 2003. Daily progeny production and thermal influence on development and adult longevity of the leafminer parasitoid, *Gronotoma micromorpha* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Journal of Applied Entomology* 127:477–480.
- ALBAJES R., LODOVICA M., VAN LENTEREN J.C. y ELAD Y. 1999. Integrated pest and disease management in greenhouse crops. CIHEAM. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Holanda. pp.544.
- AMALIN D. M., J. E. Peña, R. E. Duncan, H.W. Browning y R. McSorley. 2002. Natural mortality factors acting on citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella*, in lime orchards in South Florida *Biocontrol* 47:327-347.
- ARNO J., E. ALONSO y R. GABARRA. 2003. Role of the parasitoid *Diglyphus isaea* (Walker) and the predator *Macrolophus caliginosus* Wagner in the control of leafminers. *Bulletin OILB/SROP* 26:79-84.
- ASKEW R.R. y M.R. SHAW. 1986. Parasitoid communities: Their size, structure and development. *Insect Parasitoids. Symposium Royal Entomology*. Academic Press, London, pp. 225–271.

- BADER A.E., K.M. HEINZ, R.A. WHARTON y C.E. BOGRÁN. 2006. Assessment of interspecific interactions among parasitoids on the outcome of inoculative biological control of leafminers attacking *Chrysanthemum*. *Biological Control* 39:441-452.
- BAZZOCCHI G.G., A. LANZONI, G. BURGIO, y M.R. FIACCONI. 2003. Effects of temperature and host on the pre-imaginal development of the parasitoid *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae). *Biological Control* 26:74-82.
- BERNARDO U, P.A. PEDATA, y G. VIGGIANI. 2006. Life history of *Pnigalio soemius* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) and its impact on a leafminer host through parasitization, destructive host-feeding and host-stinging behavior. *Biological Control* 37:98-107.
- BURGOS A. 2013. Efecto de la temperatura en la biología y comportamiento de *Diglyphus websteri* (Crawford) (Hymenoptera: Eulophidae). Tesis para optar el grado de Magister Scientiae en Ecología Aplicada. pp. 4-89.
- CARBALLO M.2002. Manejo de Insectos mediante Parasitoides. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología. Costa Rica No. 66, pp. 118-122.
- CARDONA C. y OATMAN E. 1975. Biology and physical ecology of *Apanteles subandinus* Blanchard (Hymenoptera: Braconidae) with notes on temperature responses of *Apanteles scutellaris* Musebeck and its host, the potato tuberworm. *Hilgardia* 14: 1-51.
- CASAS J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecological Entomology* 14:257-265.
- CISNEROS F. 1980. *Principios del Control de Plagas Agrícolas*, 1a. Ed. Lima-Perú. 120 pp.

- CISNEROS F. 1986. Control integrado de plagas con referencia especial al cultivo de papa. En: Memorias del curso sobre Control Integrado de Plagas de Papa, Bogotá Colombia, CIP- ICA. pp. 55-64.
- CISNEROS, F. H. 1995. Control de Plagas Agrícolas. AGLIS Electronics. Lima, Perú. p. 313.
- CISNEROS F. Y N. MUJICA. 1996. The leafminer fly in potato plant reactions and natural enemies as natural mortality factors. CIP (Perú) Program Report 1996 pp. 89-101
- CISNEROS F. y N. MUJICA. 1997. The Leafminer Fly in Potato: Plant Reaction and Natural Enemies as Natural Mortality Factors. CIP Program Report 1997-1998. Lima- Perú. pp. 129-140.
- CISNEROS F. Y N. MUJICA. 1998. The leafminer fly in potato plant reactions and natural enemies as natural mortality factors. CIP (Perú) Program Report 1998 pp. 149-160.
- CURE J. y F. CANTOR. 2003. Atividade Predadora e Parasítica de *Digyphus begini* (Ashm.) (Hymenoptera: Eulophidae) sobre *Liriomyza huidobrensis* (Blanch.) (Diptera: Agromyzidae) em Cultivos de *Gypsophila paniculata* L. Facultad de Ciencias, Universidad Militar Nueva Granda, Bogotá, Colombia. *Neotropical Entomology* 32 (1): 85-89.
- DÁVILA W. 2011. Influencia de la temperatura sobre el ciclo biológico de *Apanteles subandinus* Blanchard (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide de *Phthorimaea operculella* Zeller. Tesis para optar el título de licenciado en Biología. Universidad Nacional Federico Villareal. pp. 153.
- DEADMAN M.L., J.R.M. THACKER, I.A. KHAN, K. AL-HABSI Y S. AL-ADAWI. 2000. Interactions between the leafminer *Liriomyza trifolii* and the plant pathogen *Alternaria alternata* in the development of leaf necrosis on potato in

Oman. Brighton Crop Protection Conference Proceedings (2002, Pests and Diseases). pp. 221-226.

- DHARMADHIKARI P. R., P. A. C. R. PERERA y T. M. F. HASSEN. 1977. The introduction of *Ammalo insulata* for the control of *Eupatorium odoratum* in Sri Lanka. *Commonw. Institute of Biological Control* 18: 129-135.
- DOUTT R. 1957. Biology of *Solenotus begini* (Ashmead). *Department of Biological Control. University of California* 50 (3): 373-374.
- DREA J.J., D. JEANDEL y F. GRUBER 1982. Parasites of agromyzid leafminer (Diptera: Agromyzidae) on alfalfa in Europe. *Annals of the Entomological Society of America* 75 (3): 297-310.
- DUDLEY N.J.A., R.A.E. MUELLER y J.A. WIGHTMAN. 1989. Application of dynamic programming for guiding IPM on groundnut leafminer in India. *Crop Protection*, 8 (5): 349-357.
- DUNCAN, R., y J.E. PEÑA. 2000. Fecundity, host stage preferences and the effects of temperature on *Pnigalio minio* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* 113: 20-24.
- ECHEVARRÍA A., GIMENO C. y JIMENEZ R. 1994. *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard, 1926) (Diptera, Agromyzidae) una nueva plaga en cultivos valencianos. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 20: 103-109.
- GARCIA-MARI F., R. VERCHER, J. COSTA-COMELLES, C. MARZAL Y M. VILLALBA. 2004. Establishment of *Citrostichus phyllocnistoides* (Hymenoptera: Eulphidae) as a biological control agent for the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in Spain. *Biological Control* 29: 215-226.

- GELERTER W.D. y J.T. TRUMBLE. 1999. Factors in the success and failure of microbial insecticides in vegetable crops. *Integrated Pest Management Reviews* 4: 301-306.
- GILBERT N. y D. RAWORTH. 1996. Insect and Temperature, a General Theory. *The Canadian Entomologist* 128(1): 1-13.
- GONCALVES M. y ALMEIDA L. 2005. Biology of two parasitoids of leafminers *Liriomyza* spp. *Diglyphus isaea* and *D. poppoea* in southern Portugal. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 3 (2): 154-156.
- GORTAIRE G. 2005. Evaluación de tres hospederos de cría de mosca minadora (*Liriomyza* sp.) para la producción masiva del parasitoide *Diglyphus begini*. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Escuela Politécnica del Ejército Sangolquí, Ecuador. Edit. SANGOLQUÍ / ESPE - IASA I. Tesis - Carrera Ingeniería en Ciencias Agropecuarias (El Prado).
- HAGHANI M., FATHIPOUR Y., TALEBI A. Y BANIAMERI V. 2007. Temperature dependent development of *Diglyphus isaea* (Hymenoptera: Eulophidae) on *L. sativae* (Diptera: Agromyzidae) on cucumber. *J. Pest Sci.* 80: 71-77.
- HEINZ K.M. y M.P. PARRELLA. 1990. Holartic Distribution of the Leafminer Parasitoid *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae) and Notes on Its Life History Attacking *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Chrysanthemum. Department of Entomology, University of California, Riverside, California 92521. *Annals of the Entomological Society of America*, 83 (5): 916-924.
- HERING E.M. 1951. Biology of the Leaf Miners. Dr. W. Junk, *The Hague*. The Netherlands, 420 pp.
- HONDO T., KOIKE A. y SUGIMOTO T. 2006. Comparison of thermal tolerance of seven native species of parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) as biological

control agents against *L. trifolii* (Diptera: Agromyzadae) in Japan. *Applied Entomology and Zoology* 41 (1): 73-82.

- HOY C. W. 1998. Insect control in the field using temperature extremes. En: Hallman G. J. y D. L. Delinger (eds) *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management*. West view press. Boulder. pp. 269-286.
- IMMARAJU J.A. 1998. The commercial use of azadirachtin and its integration into viable pest control programmes. *Pesticide Science* 54: 285-289.
- JERVIS M.A. y N.A.C. KIDD. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 61: 395-434.
- JOHNSON M.W. y A. H. HARA. 1987. Influence of host crop on parasitoids (Hymenoptera) of *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology* 16 (2): 339-344.
- JOHNSON S., HENNE C. y BOURGEOIS W. 2003. Biological control of the citrus leafminer with *Ageniaspis citricola* (Hymenoptera: Encyrtidae) in Louisiana. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 116: 224-226.
- KEHRLI K., M. LEHMANN, y S. BACHER. 2005. Mass emergence devices: a biocontrol technique for conservation and augmentation of parasitoids. *Biological Control* 32: 191-199.
- LANGE WH, G.G. AGOSTA, K.S. GOH y J.S. KISHIYAMA 1980. Field effect of insecticides on Chrysanthemum leafminer and a primary parasitoid, *Chrysocharis ainsliei* (Crawford), on artichokes in California. *Environmental Entomology*, 9: 561–562.

- LARRAÍN P. y MUÑOZ C. 1997. Abundancia estacional, hospederos alternativos y parasitismo de *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera: Agromyzidae) en cultivos de papa de la IV Región de Chile. *Agricultura Técnica* 4: 290-296.
- LARRAÍN P. 2002. Situación de la mosca minadora *L. huidobrensis* (Blanchard) en cultivos de la papa del cono sur de América y sus perspectivas de manejo integrado. P. 5-15. En XXI Congreso de la Asociación Lationamericana de la Papa (ALAP) Valdivia, Chile.
- LASALLE J. y M.P. PARRELLA. 1991. The chalcidoid parasites (Hymenoptera, Chalcidoidea) of economically important *Liriomyza* species (Diptera, Agromyzidae) in North America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93: 571-591.
- LIZARRAGA A. 1990. Biología de la mosca minadora *Liriomyza huidobrensis* Blanchard en papa (Diptera: Agromyzidae). *Revista Lationamericana de la papa*, 3: 30-39.
- LOPEZ E. 2006. Influencia de la temperatura en el ciclo biológico de *Copidosoma koehleri* Blanchard parasitoide de *Phthorimaea operculella* (Zeller). Tesis para optar el Título de licenciado en biología, Universidad Nacional Federico Villareal. pp. 80.
- LYON J.P., GERIA A.M. y GIMENEZ A. 1985, *Liriomyza trifolii* problems involved and possibilites of biological control. *Défense des Végétaux* 234: 6-11
- MACDONALD, J.F. 1991. Agricultural biotechnology at the crossroads. NABC Report 3. Union Press of Binghamton. National Agricultural Biotechnology Council. pp. 91-96.

- MINKENBERG O. 1990. On seasonal Inoculative Biological Control. Grafisch Bedrijf Posen y Looijen B. V., Wageningen, pp. 29-53.
- MOTTA MIRANDA M.M.M., M. PIKANÇO, J.C. ZANUNCIO, L. BACCI y É.M. DA SILVA. 2005. Impact of integrated pest management on the population of leafminers, fruit borers, and natural enemies in tomato. *Ciencia Rural*. 35: 204-208.
- MUJICA N. y F. CISNEROS. 1997. Implementación de un Programa de Manejo Integrado de Plagas con énfasis en la Mosca Minadora *L. huidobrensis* Bl. (Diptera: Agromizidae), en el Valle de Cañete (Lima-Perú). XIX Congreso Nacional de Entomología. La Serena, Chile, 19-21 noviembre. Conferencia pp. 95-100.
- MUJICA N. y J. KROSCHEL. 2005. Developing IPM components for leafminer fly in the Cañete Valley of Peru. Proceedings of the Second International Conference on Area-Wide Control of Insect Pests: Integrating the Sterile Insect and Related Nuclear and Other Techniques. Viena, Austria. pp. 164-165.
- MUJICA N., KROSCHEL J. y WEINTRAUB P. 2006. Occurrence and distribution of leafmining flies and associated parasitoids in vegetables production systems at the Peruvian coast. En: Memorias del IV Congreso Internacional de Control Biológico, Cali, Colombia.
- MUJICA N. y J. KROSCHEL. 2011. Leafminer Fly (Diptera: Agromyzidae) Occurrence, Distribution, and Parasitoid Associations in Field and Vegetable Crops Along the Peruvian Coast. *Environmental Entomology* 2 (2): 217-230.
- MURPHY S.T. y J. LA SALLE. 1999. Balancing biological control strategies in the IPM of New World invasive *Liriomyza* leafminers in field vegetables crops. *Biocontrol News and Information* 20: 91-104.

- NEUENSHWANDER P., S. P. MURPHY y E. V. COLY 1987. Introduction of exotic parasitic wasps for the control of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Senegal. *Tropical Pest Management*, 33: 290-297.
- NHM - Natural History Museum (2004). Universal Chalcidoidea database – notes on families. <http://www.nhm.ac.uk/researchcuration/research/projects/chalcidoids/eulophidae1.html>. Accessed on 05/08/2013.
- NOYES J. 2004. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea) Methaphycus and related genera, parasitoids of scale insects (Coccoidea) and whiteflies (Aleyrodidae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 73: 1-459.
- OZAWA A., T. SAITO y M. OTA. 2001. Biological Control of the American serpentine leaf miner *Liriomyza trifolii* (Burgess) on Tomato in Greenhouses by parasitoids. II- Evaluation of biological control by *Diglyphus isaea* (Walker) and *Dacnusa sibirica* Telenga in commercial greenhouses. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 43 (4): 161-168.
- PARRELLA M.P, C.B. KEIL y J.G. MORSE. 1984. Insecticide resistance in *Liriomyza trifolii*. *California Agriculture* (1/2):22–23.
- PARRELLA M., YOST J. HEINZ K. y FERRENTINO W. 1989. Mass rearing of *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae) for biological control of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae). Department of Entomology, University of California, Riverside, California. *Journal of Economic Entomology* 82 (2): 420-425.
- PARRELLA G., LATERROT H., MARCHOUX G. y GEBRE-SELASSIE K. 1997. Screening Lycopersicon accessions for resistance to alfalfa mosaic virus. *Journal of Genetics and Breeding* 51: 75-78.

- PATEL K.J.y D.J. SCHUSTER. 1991. Temperature dependent fecundity, longevity, and hostkilling activity of *Diglyphus intermedius* (Hymenoptera: Eulophidae) on third instars of *Liriomyza trifolii* (Burgess) (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology* 20(4): 1195-1199.
- PATEL K.J., D.J. SCHUSTER y G.H. SMERAGE. 2003. Density dependent parasitism and host-killing of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) by *Diglyphus intermedius* (Hymenoptera: Eulophidae). *Florida Entomologist* 86: 8-14.
- PEÑA M. 1988. *Diglyphus isaea* (Walker) una nueva especie de Eulophidae para las Islas Canarias, con interés en el control biológico de *Liriomyza* spp. Dpto. de Fisiopatología. Servicio Agrícola de la Caja Insuarde Ahorros 14 (1): 31-34.
- PRUDENCIO M. 2001. Efecto de la temperatura en la biología de *Halticoptera arduine* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae), parasitoide de *L. huidobrensis* (Blanchard) (Diptera: Agromyzidae) y estimación de parámetros de crianza. Tesis para optar el título de licenciada en Biología. pp.19
- RAVEN K. 1988. Orden Hymenoptera III. Super Familia Chalcidoidea. Universidad Agraria La Molina. Departamento de Entomología. Pág. 116.
- RAVEN, K. 1993. Orden Diptera III. Aschiza y Acalyptratae. Departamento de Entomología. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima – Perú. pp. 143.
- RATTE H. T. 1985. Temperature and insetc development. Hoffman K. H. editor. *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer New Yor4k. pp. 33-66.

- REDOLFI DE HUIZA I., M. PALACIOS y J. ALCÁZAR. 1985. Hymenoptera parasitoides de *Liriomyza huidobrensis* en papa cultivada en Rímac, Cañete e Ica. *Revista Peruana de Entomología* 28: 19-21.
- REDOLFI I. 1988. Ciclo de desarrollo, comportamiento y fluctuación estacional de *Diglyphus websteri* (Craw.) parasitoide de *L. huidobrensis* Blanchard. En: Biological and selective chemical control of potato and sweet potatoes. Informe de Investigación CIP-UNALM 1: 1-11.
- REITZ S.R., G.S. KUND, W.G. CARSON, P.A. PHILLIPS y J.T. TRUMBLE. 1999. Economics of reducing insecticide use on celery through low-input pest management strategies. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73: 185-197.
- ROSETO C. y N. T. MENDONCA. 1968. La mosca minadora de melancia: *Liriomyza langei* Frick. 1951. (Dip.: Agromyzidae). BRAGANTIA 27: XCI - XCIV. Nota 1.
- ROY M., BORDEOR J. y CLOUTIER C. 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environ, Entomol.* 31 (1): 177-187.
- SALAS J., ALVAREZ C., PARRA A., y MENDOZA O. 1988. Biología y hábitos de vida de *L. huidobrensis* Blanchard el pasador de hoja de la papa (*Solanum tuberosum*) *Agronomía Tropical* 38: 57-68.
- SALVO. A, M.S. FENOGLIO y M. VIDELA. 2005. Parasitism of a leafminer in managed versus natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 109: 213-220.
- SALVO A. y VALLADARES G. 2007. Leafminer parasitoids and pest management. Parasitoides de minadores de hojas y manejo de plagas. Centro de Investigación Entomológicas de Córdoba. *Cien. Inv. Agr.* 34 (3): 116-123.

- SÁNCHEZ G.A y REDOLFI I. 1989. Cuatro microlepidóptero plagas del camote y sus controladores biológicos en Rímac y Cañete. *Revista Peruana de Entomología* 31: 113-116.
- SCHEFFER S.J. 2000. Molecular evidence of cryptic species within the *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Journal of Economic Entomology* 93: 1146-1151.
- SCHEFFER S.J. y M.L. LEWIS. 2001. Two nuclear genes confirm mitochondrial evidence of cryptic species within *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94: 648-653.
- SHEPARD B.M., SAMSUDIN y A.R. BRAUNS. 1998. Seasonal incidence of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) and its parasitoids on vegetables in Indonesia. *International Journal of Pest Management* 44: 43- 47.
- SOUTHWOOD T.R.E. 1978. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman & Hall, London, United Kingdom. pp. 391-420.
- SUMMERS C., COVIELLO R., y GUTIERREZ A. 1984. Influence of constant temperatures on the development and reproduction of *Acyrtosiphon kondoi* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 13: 236-242.
- VAN LENTEREN J.C. y J. WOETS. 1988. Biological and Integrated control in Greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33: 239-269.
- VASICEK A., F. LA ROSA, A. PAGLIONI y L. FOSTEC. 2003. Incremento poblacional de Myzuspersicae (Sulzer) sobre tres crucíferas hortícolas en laboratorio. *Agricultura Técnica* 63: 10.

- WATERHOUSE D.F. y K.R. NORRIS. 1987. Chapter 31: *Polyphagotarsonemus latus* (Banks). In: Biological Control Pacific Prospects. Inkata Press: Melbourne. p. 454.
- WORNER S.P. 1992. Performance of phenological models under variable temperature regimes: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. Environ. Entomol. 21: 689-699.
- ZEVALLOS R., MUJICA N. y WINTRAUB P. 2003. Efecto de la temperatura en la oviposición, alimentación y longevidad de *L. huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). SEP. Universidad Nacional San Cristobal de Huamanga pp. 159.

ANEXOS

1. Sub-modelo del tiempo de desarrollo para el estado de huevo

ESTIMATION OF PARAMETERS

Family: binomial

Link function: logit

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Temperature10	-17.511	1.087	-16.112	1e-04
Temperature15	-15.494	0.997	-15.538	1e-04
Temperature20	-8.315	0.560	-14.847	1e-04
Temperature25	-4.918	0.426	-11.535	1e-04
Temperature30	6.564	0.391	16.778	1e-04
Temperature35	12.364	0.717	17.248	1e-04
Slope	14.852	0.916	16.222	1e-04

SELECTION CRITERIA

	Deviance	AIC	MSC	R_Squared	Adj_R_squared
probit	370.0906	430.164	-1.296	0.811	0.748
logit	303.8954	363.969	-1.132	0.867	0.823
cloglog	459.8925	519.966	-1.588	0.710	0.613

ESTIMATED

Temperature	Log_median	Log_lower	Log_upper	Days	Lower	Upper	SD	SE	
1	10	1.179	1.122	1.236	3.251	3.072	3.441	0.674	0.077
2	15	1.043	0.987	1.100	2.838	2.682	3.004	0.099	0.016
3	20	0.560	0.503	0.617	1.750	1.654	1.853	0.165	0.018
4	25	0.331	0.274	0.388	1.393	1.316	1.474	0.000	0.000
5	30	-0.442	-0.499	-0.385	0.643	0.607	0.680	0.000	0.000
6	35	-0.833	-0.889	-0.776	0.435	0.411	0.460	0.000	0.000

OBSERVED

Temperature	Days_obs	SD_obs	SE_obs	
1	10	4.0000000	0.559	0.067
2	15	3.0000000	0.073	0.006
3	20	2.0000000	0.224	0.019
4	25	1.5000000	0.272	0.024
5	30	0.6666667	0.191	0.012
6	35	0.5000000	0.079	0.008

2. Sub-modelo del tiempo de desarrollo para el estado de larva

ESTIMATION OF PARAMETERS

Family: binomial

Link function: logit

Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
Temperature10	-22.742	0.666	-34.172	1e-04
Temperature15	-20.541	0.594	-34.585	1e-04
Temperature20	-14.866	0.455	-32.669	1e-04
Temperature25	-11.575	0.368	-31.423	1e-04
Temperature30	-9.839	0.309	-31.798	1e-04
Slope	7.735	0.220	35.149	1e-04

SELECTION CRITERIA

Deviance	AIC	MSC	R_Squared	Adj_R_squared	
probit	182.0301	375.302	-0.221	0.961	0.958
logit	151.5322	344.804	-0.193	0.962	0.960
cloglog	337.9509	531.223	-0.382	0.936	0.932

ESTIMATED

Temperature	Log_median	Log_lower	Log_upper	Days	Lower	Upper	SD	SE	
1	10	2.940	2.834	3.047	18.922	17.014	21.045	3.883	0.409
2	15	2.656	2.549	2.762	14.237	12.801	15.833	2.576	0.275
3	20	1.922	1.816	2.028	6.835	6.145	7.601	1.167	0.141
4	25	1.497	1.390	1.603	4.466	4.016	4.967	0.885	0.107
5	30	1.272	1.166	1.378	3.568	3.208	3.968	0.615	0.070

OBSERVED

Temperature	Days_obs	SD_obs	SE_obs
1	10	18.5	5.997
2	15	15.0	2.895
3	20	7.0	1.644
4	25	5.0	1.308
5	30	4.0	0.711

3. Sub-modelo del tiempo de desarrollo para el estado de pupa

ESTIMATION OF PARAMETERS

Family: binomial

Link function: logit

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Temperature10	-32.656	1.092	-29.904	1e-04
Temperature15	-28.955	0.964	-30.032	1e-04
Temperature20	-21.651	0.731	-29.632	1e-04
Temperature25	-18.313	0.629	-29.110	1e-04
Temperature30	-13.724	0.474	-28.974	1e-04
Slope	11.358	0.373	30.421	1e-04

SELECTION CRITERIA

	Deviance	AIC	MSC	R_Squared	Adj_R_squared
probit	95.83374	232.759	-0.351	0.987	0.986
logit	65.86293	202.789	-0.313	0.991	0.991
cloglog	122.85143	259.777	-0.397	0.978	0.976

ESTIMATED

	Temperature	Log_median	Log_lower	Log_upper	Days	Lower	Upper	SD	SE
1	10	2.875	2.802	2.948	17.728	16.479	19.072	3.720	0.382
2	15	2.549	2.476	2.622	12.799	11.897	13.769	1.927	0.203
3	20	1.906	1.833	1.979	6.728	6.254	7.238	1.026	0.105
4	25	1.612	1.539	1.685	5.015	4.661	5.395	0.703	0.074
5	30	1.208	1.135	1.281	3.348	3.112	3.602	0.564	0.057

OBSERVED

	Temperature	Days_obs	SD_obs	SE_obs
1	10	18	3.871	0.654
2	15	14	2.004	0.197
3	20	7	1.152	0.106
4	25	6	0.714	0.069
5	30	4	0.631	0.045

4. Sub-modelo para el tasa desarrollo del estado de huevo

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Model name: Sharpe & DeMichele 2

Method: Marquardt

Formula: $r(T) = (p(T/T_0)\exp((H_a/1.987)(1/T_0 - 1/T)))/(1 + \exp((H_l/1.987)(1/T_l - 1/T)) + \exp((H_h/1.987)(1/T_h - 1/T)))$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
p	0.7565			
To	292.9491	0	8.772e+18	0
Ha	17106.1153	72.2124	236.9	0
Tl	119.5877	0.24613	485.9	0
Hl	-338.9006	202.87961	-1.67	0.120685137759133
Hh	480703.7724	0.62501	7.691e+05	0
Th	309.2872	0.03738	8273	0

Analysis of variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	5	9.3066	1.8613	98.2146	0
Error	12	0.2274	0.0190		
Total	17	9.5340			

Selection criteria

R2	0.9760
R2_Adj	0.9660
SSR	0.2274
AIC	11.3910
MSC	-0.6400

5. Sub-modelo para el tasa desarrollo del estado de larva

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Model name: Janish-1

Method: Marquardt

Formula: $r(T) = 2 / (Dmin \cdot (\exp(K \cdot (T - T_{opt})) + \exp((-K) \cdot (T - T_{opt}))))$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
Dmin	3.5556	0.15640	22.73	0.001929242
Topt	30.6949	1.35526	22.65	0.001943768
K	0.1222	0.01240	9.855	0.010139541

Analysis of variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	2	0.0379	0.0190	187.4555	0.0053
Error	2	0.0002	0.0001		
Total	4	0.0381			

Selection criteria

R2	0.9950
R2_Adj	0.9890
SSR	0.0002
AIC	-28.3860
MSC	-1.1930

6. Sub-modelo para el tasa desarrollo del estado de pupa

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Model name: Janish-1

Method: Marquardt

Formula: $r(T) = 2 / (Dmin \cdot (\exp(K \cdot (T - T_{opt})) + \exp((-K) \cdot (T - T_{opt}))))$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
Dmin	2.3225	1.40132	1.657	0.23929128
Topt	40.0323	10.65138	3.758	0.06406519
K	0.091	0.01692	5.38	0.03285029

Analysis of variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	2	0.0380	0.0190	126.9975	0.0078
Error	2	0.0003	0.0001		
Total	4	0.0383			

Selection criteria

R2	0.9920
R2_Adj	0.9840
SSR	0.0003
AIC	-26.4320
MSC	-1.2140

7. Sub-modelo para mortalidad del estado de huevo

MORTALITY FOR TEMPERATURE

	T	Mortality
1	10	0.104
2	15	0.000
3	20	0.000
4	25	0.000
5	30	0.000
6	35	0.127

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Method: Marquardt

Formula: $m(T) = 1 - 1 / (\exp((1 + \exp(-(x - T_{opt})/B)) \cdot (1 + \exp(-(T_{opt} - x)/B)) \cdot H))$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
Topt	22.3862	0	1.968e+14	0
B	1.0713	0	1.062e+08	0
H	0	0	1.062e+08	0

Analysis of Variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	2	0.0180	0.009	10006.25	0
Error	3	0.0000	0.000		
Total	5	0.0181			

Selection criteria

R2	0.9999
R2_Adj	0.9998
SSR	0.0000
AIC	-62.6444
MSC	-1.0110

8. Sub-modelo para mortalidad del estado de larva

MORTALITY FOR TEMPERATURE

	T	Mortality
1	35	1.000
2	10	0.420
3	15	0.184
4	20	0.125
5	25	0.097
6	30	0.143

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Method: Marquardt

Formula: $m(T) = a1.exp(b1.x) + a2.exp(b2.x) + c1$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
a1	0	0	106.7	0.00298
b1	0.5659	0	3.771e+20	0.00000
a2	3.6891	0	6.917e+19	0.00000
b2	-0.2409	0	-1.417e+17	1.00000
c1	0.0879	0	7.56e+21	0.00000

Analysis of Variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	4	0.6095	0.1524	2091.145	0.0164
Error	1	0.0001	0.0001		
Total	5	0.6096			

Selection criteria

R2	0.9999
R2_Adj	0.9994
SSR	0.0001
AIC	-38.8845
MSC	-1.6674

9. Sub-modelo para mortalidad del estado de pupa

MORTALITY FOR TEMPERATURE

	T	Mortality
1	35	1.000
2	10	0.125
3	15	0.169
4	20	0.063
5	25	0.116
6	30	0.097

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Method: Marquardt

Formula: $m(T) = \exp(b_1 + b_2 \cdot x + b_3 \cdot x^2)$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
b1	2.2257	0.00590	377.4	0.00000
b2	-0.5483	0.05759	-9.52	0.99877
b3	0.0138	0.00166	8.35	0.00180

Analysis of Variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	2	0.6373	0.3186	41.7005	0.0065
Error	3	0.0229	0.0076		
Total	5	0.6602			

Selection criteria

R2	0.9653
R2_Adj	0.9421
SSR	0.0229
AIC	-8.3769
MSC	-0.9617

10. Sub-modelo para senescencia del estado adulto hembra

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Model name: Square root model of Ratkowsky

Method: Marquardt

Formula: $r(T) = b \cdot (T - T_b)^2$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
b	0.0049	0.00109	4.45	0.046974466
Tb	19.9756	0.97574	20.47	0.002377496

Analysis of variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	1	0.1293	0.1293	23.8803	0.0394
Error	2	0.0108	0.0054		
Total	3	0.1402			

Selection criteria

R2	0.9230
R2_Adj	0.8840
SSR	0.0108
AIC	-6.2940
MSC	-1.0460

11. Sub-modelo para senescencia del estado adulto macho

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Model name: Square root model of Ratkowsky

Method: Marquardt

Formula: $r(T) = b \cdot (T - T_b)^2$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
b	0.0024	0.00084	2.809	0.067362449
Tb	15.8107	2.14652	7.366	0.005172847

Analysis of variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	1	0.1552	0.1552	17.3153	0.0252
Error	3	0.0269	0.0090		
Total	4	0.1821			

Selection criteria

R2	0.8520
R2_Adj	0.8030
SSR	0.0269
AIC	-5.9360
MSC	-1.0140

12. Sub-modelo para la reproducción total

FECUNDITY FOR TEMPERATURE

```
T Fecundity
1 10 40.500000
2 15 14.461538
3 20 24.685714
4 25 75.800000
5 30 8.372093
```

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Method: Marquardt

Formula: $f(T) = 1 / (1 + a \cdot \exp(-b((x-c)/d)^2))$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
a	-0.9884	0.01099	-89.94	0.99646
b	1387.764	0.00245	5.671e+05	0.00000
c	23.9362	3.00184	7.974	0.03971
d	956.8035	0.00712	1.344e+05	0.00000

Analysis of Variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	3	1451.507	483.8357	0.3324	0.8188
Error	1	1455.640	1455.6398		
Total	4	2907.147			

Selection criteria

R2	0.4993
R2_Adj	-1.0028
SSR	1455.6398
AIC	52.5582
MSC	-1.4603

13. Sub-modelo para la frecuencia relativa de oviposición

NONLINEAR REGRESSION MODEL

Method: Marquardt

Formula: $O(E) = \text{pgamma}(x, a, b)$

Parameters

	Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t)
a	1.0143	0.16121	6.292	0
b	0.6693	0.12088	5.537	0

Analysis of Variance

	DF	SS	MS	Fc	p
Model	1	16.0668	16.0668	311.8588	0
Error	608	31.3239	0.0515		
Total	609	47.3907			

Selection criteria

R2	0.3390
R2_Adj	0.3379
SSR	31.3239
AIC	-74.0322
MSC	-0.6853