

Selectividad del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae) hacia individuos de *Nezara viridula* (L) (Hemiptera: Pentatomidae) que difieren en el estado de desarrollo, sexo, edad y patrones de coloración

Gerardo Liljestrom

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), Calle 2 N° 584, 1900 La Plata, Argentina

Resumen. *T. giacomellii* es un parasitoide prácticamente específico de *N. viridula* y uno de sus más importantes factores de mortalidad, atacando a los dos últimos estadios ninfales y a los adultos adhiriéndoles huevos en el cuerpo. En este trabajo, se estudió tanto el beneficio al atacar distinta calidad de hospedadores, así como la selectividad hacia los mismos por el parasitoide. Disecciones de hospedadores parasitados permitieron estimar el beneficio de cada uno (número de pupas viables obtenidas de cada hospedador parasitado a lo largo de una generación del parasitoide). La escala correspondiente, de menor a mayor, fue: ninfas 4º estadio - ninfas 5º estadio - adultos. La mayor probabilidad de pérdida de huevos de *T. giacomellii* con la ecdisis, explicaría el menor beneficio aportado al atacar ninfas. Respecto de los adultos, el macho aporta un mayor beneficio si cada hospedador ha sido atacado una sola vez, tal vez por una mayor capacidad del sistema inmunológico del hospedador hembra. En caso de ataques reiterados (más de 4 huevos en cada hospedador) es la hembra la que exhibe un beneficio mayor, supuestamente por su mayor tamaño. Por otro lado, teniendo en cuenta hospedadores con un número de huevos adheridos variando desde 1 hasta 23, no se encuentran diferencias significativas en el beneficio aportado por cada sexo. Resultados obtenidos a partir de experimentos con individuos en cautiverio, marcados, liberados y recapturados, así como muestreos en el área de estudio permitieron comprobar la existencia de una marcada preferencia por parte del parasitoide, sólo en relación con los estados de desarrollo del hospedador y el sexo de los adultos (aparentemente independiente de los patrones de coloración y la edad, y el sexo de las ninfas). La escala de selectividad, relativamente similar a la de beneficio, fue, de menor a mayor: ninfas del 4º y 5º estadios - hembras adultas - machos adultos.

Abstract. *T. giacomellii* is an almost specific parasitoid of the green stink bug *N. viridula* and one of its most important mortality factors. It attacks the two older instar nymphs and the adults by sticking eggs on to the body. This study was conducted to evaluate both, the profitability of different host types, and the parasitoid's selectivity for different host types. Dissection of parasitized hosts collected in the field, allowed the estimation of the profitability of different host types (number of living pupae obtained per host and per parasitoid generation time). The scale of profitability was from lower to higher: 4th instar nymphs - 5th instar nymphs - adults. The higher probability of losing parasitoid's eggs during the ecdysis, would account for the increasing profitability of successive developmental stages. With respect of the adult stage, male profitability is higher if each host has been attacked only once, presumably due to the more effective immunological system of female hosts. On the other hand, if the hosts were attacked several times (more than 4 eggs) female profitability was higher, presumably due to its bigger size. Finally, considering adult hosts with a number of eggs varying from 1 to 23, no significant difference was detected in their profitability. Results obtained from experiments using caged, or marked and recaptured host individuals, as well as from successive field samplings, allowed the estimations of parasitoid's preference. Results suggested a parasitoid's selectivity according to the host's developmental stage and sex of the adults. No selectivity was observed for hosts with different colour

patterns, age of adult or nymphal sex. The resulting scale of preference (somewhat similar to the scale of profitability) was from lower to higher: 4th and 5th instar nymphs - adult females - adult males.

Introducción

En el caso de insectos que se redistribuyen dentro del hábitat en cada generación, modelos teóricos del sistema hospedador - parasitoide (o presa - depredador) sugieren que los mecanismos siguientes contribuirían significativamente a su estabilidad: 1) diferente susceptibilidad al parasitismo entre los hospedadores (Bailey et al. 1962), 2) distribución espacial agregada entre los parasitoides (Hassell y May 1973, 1974, May 1978), o bien, 3) una combinación de ambos (Bernstein 1987). En todos los casos, la estabilidad del sistema surgiría como consecuencia de una distribución de riesgo entre los hospedadores suficientemente asimétrica (Chesson y Murdoch 1986).

Una población de hospedadores con individuos que difieren en la fisiología, sexo, estado de desarrollo, etc., puede resultar en distinto número de descendientes del parasitoide por hospedador y por generación, es decir, representar un «beneficio» diferente. Un parasitoide eficiente, en condiciones de una oferta abundante de diferentes calidades de hospedadores en igual proporción y distribución espacial, y con una composición nutricional semejante, seleccionaría al hospedador que le brinde mayor beneficio (Mac Arthur y Pianka 1966, Krebs 1978).

Esta selectividad originaría una diferente susceptibilidad al parasitismo entre los hospedadores (Bailey et al. 1962), la cual puede cuantificarse a partir de índices de selectividad o preferencia. En general, estos índices se calculan como la relación entre la oferta y la demanda relativas: la proporción de una calidad determinada de hospedadores en el ambiente y en la dieta (Cock 1978).

El sistema *Nezara viridula*, hospedador - *Trichopoda giacomellii*, parasitoide, ha sido estudiado en el noreste de la provincia de Buenos Aires a lo largo de 26 generaciones del primero y 20 del segundo (Liljestrom y Bernstein 1990). Durante el período de actividad (que se extiende de septiembre a abril), *N. viridula* exhibe tres generaciones casi discretas, y ambas poblaciones muestran una reducida variación en densidad. Un estudio intensivo realizado a lo largo de nueve generaciones de *N. viridula*, permitió la elaboración de tablas de vida y el correspondiente análisis de la mortalidad. El parasitismo por parte de *T. giacomellii* (parasitoide prácticamente específico que ataca a las ninfas 4, ninfas 5 y adultos, adhiriéndole huevos en el cuerpo) resultó ser el único factor de mortalidad cuantitativamente importante en el adulto, y se sugiere actúa de manera densodependiente retrasada, y sería capaz de regular el sistema por sí solo (Liljestrom y Bernstein 1990).

En este trabajo se describe la variación de individuos en distintos estados de desarrollo, patrón de coloración y sexo de la población de *N. viridula*, y se analizan las preferencias del parasitoide hacia aquellas "calidades" de hospedadores y el "beneficio" de atacar a cada uno, confeccionándose las respectivas escalas de selectividad y beneficio.

Metodología

El área de estudio está situada en Villa Progreso, partido de Berisso (provincia de Buenos Aires). Es una comunidad altamente modificada dominada por especies ruderales, en donde se delimitó un rectángulo de 450 m². Durante el período de actividad de la población de *N. viridula* se realizaron muestreos a intervalos semanales, desde 1979 hasta 1985, contando el número de ninfas 4, ninfas 5 y adultos que se encontraban en 30 unidades cuadradas (1 m² cada una), distribuidas al azar. El patrón de coloración, sexo de los adultos, y el número de huevos de *T. giacomellii* adheridos en cada individuo, fue también registrado. Desde 1981 hasta 1985, al inicio de cada período de actividad, se distribuyeron al azar sobre el suelo 20 unidades cuadradas de 0.5 m² cada

una. Las mismas fueron revisadas cada 2 días colectando los hospedadores adultos muertos.

Estimación del beneficio obtenido por *T. giacomellii* al atacar distinto tipo de hospedadores

Una cuantificación del beneficio $B_{(i)}$ obtenido al atacar una calidad (i) de hospedador (dada por el estado de desarrollo y sexo del adulto), está determinada por la probabilidad de obtener pupas viables de *T. giacomellii*, $V_{(i)}$, a partir de cada hospedador parasitado, $T_{(i)}$: $B_{(i)} = V_{(i)}/T_{(i)}$. Durante el período de actividad 1981-82 y a lo largo de las dos primeras generaciones de *N. viridula* fueron colectadas 180 ninfas 4 y 256 ninfas 5 parasitadas y cercanas a la exuviosis (obteniéndose 100 y 194 pupas viables, respectivamente), así como 410 adultos parasitados (183 machos y 227 hembras, y 152 y 193 pupas viables, respectivamente) los que separadamente fueron mantenidos en cautiverio hasta su muerte (Liljestrom 1983). Las exuvias, los cadáveres de adultos de *N. viridula* y pupas de *T. giacomellii* se retiraron periódicamente. Las dos primeras se diafanizaron en hidrato de cloral durante 48 h, se disecaron y revisaron bajo la lupa, contando el número total de huevos de *T. giacomellii* adheridos en cada uno, el número de larvas 1 eclosionadas, así como el de larvas muertas en los distintos estadios.

Estimación de la selectividad por parte de *T. giacomellii*. Se utilizó el índice de selectividad $Q = D_i(1-O_i)/O_i(1-D_i)$, (Jacobs 1974), donde O_i es la proporción del ítem i en el ambiente, y D_i es la proporción del mismo en la dieta. Este índice toma valores en el intervalo 0 - 1 para preferencias negativas y en el intervalo 1 - ∞ para preferencias positivas, y los valores resultan independientes de la proporción de los ítems.

Las diferentes calidades de hospedadores más arriba mencionadas, tomadas de a pares, fue la oferta, mientras que la proporción de huevos de *T. giacomellii* sobre cada una de ellas constituyó la demanda.

Además del índice Q , la diferencia en la proporción de hospedadores atacados pertenecientes a cada calidad, se puso a prueba con la desviante normal, $Z = (X_1 - X_2) / \sqrt{X_1(1-X_1)/n_1 + X_2(1-X_2)/n_2}$ (Snedecor y Cochran 1979), donde X_1 y X_2 son la proporción de hospedadores parasitados y n_1 y n_2 , respectivamente, el número de ellos de una calidad dada.

Tabla 1. Experimentos con individuos en cautiverio para evaluar la selectividad de *T. giacomellii* respecto de los estados de desarrollo de *N. viridula*. % indica el porcentaje de individuos parasitados

Table 1. Experiments with caged individuals for evaluation of *T. giacomellii* selectivity towards developmental stages of *N. viridula*. % indicates percentage of parasitism.

	Adultos vs. Ninfas 5		Adultos vs. Ninfas 4		Ninfas 5 vs. Ninfas 4	
	Adultos	Ninfas 5	Adultos	Ninfas 4	Ninfas 5	Ninfas 4
Q	8.59	0.88	13.3	0.08	1.67	0.60
%	69	31	68	8	20	10
Z	2.90; P<0.001		5.61; P<0.001		0.89; n.s.	

Experimentos con individuos en cautiverio

Los experimentos se realizaron durante Enero de 1984. Los hospedadores fueron criados en el laboratorio desde los estados de huevo o ninfa 1 (las técnicas y materiales se detallan en Liljestrom 1983), y fueron mantenidos junto a una pareja de parasitoides colectados el mismo día de la experiencia. Cada experimento duró 5 h (comenzando a las 12 h) durante las cuales no se suministró alimento. Las jaulas de base cuadrada eran de 0.5 m² × 0.7 m, la malla de nylon de 2 × 2 mm, y la temperatura y la humedad no fueron controladas. La selectividad del parasitoide se evaluó respecto de las siguientes combinaciones de estados de desarrollo de *N. viridula* en igual proporción (50 hospedadores en cada experimento con una réplica de cada uno): ninfas 4 - adultos; ninfas 4 - ninfas 5; y ninfas 5 - adultos (ver Tabla 1).

Tabla 2. Experimentos en el campo para evaluar la selectividad de *T. giacomellii* respecto del fenotipo, edad y sexo de adultos de *N. viridula*.

Table 2. Field experiments for evaluations of *T. giacomellii*'s selectivity for colour patterns, age, and sex of *N. viridula* adults.

	Hospedador	Liberados	Recapturados	Q	%	Z'
Machos	smagardula	30	12	1.17	71.4	0.74; n.s.
	torquata	25	12	0.85	83.3	
Hembras	smagardula	45	37	0.54	40.5	0.87; n.s.
	torquata	30	21	1.84	52.3	
Edad (hembras)	jóvenes	29	12	0.95	54.5	0.13; n.s.
	viejos	23	13	1.05	57.1	
Sexo	machos	20	12	2.33	75	1.76; P<0.05**
	hembras	20	12	0.43	41.7	
Sexo	machos	25	15	6.69	73	3.43; P<0.005**
	hembras	25	15	0.15	20	

* Desviante normal. ** La diferencia en la proporción de machos adultos parasitados y hembras adultas parasitadas entre ambas réplicas fue, respectivamente, $t=0.1092$ (ns) y $t=2.469$ ($P<0.05$).

Experimentos en el campo. Los experimentos para evaluar las preferencias del parasitoide hacia los hospedadores adultos que difieren en edad, sexo, y patrones de coloración (los más comunes fueron las llamadas variedades *smagardula* y *torquata*, Freeman 1940), se realizaron durante Febrero de 1983 y Marzo de 1984 en la Facultad de Agronomía de La Plata. Considerando el primer atributo, los individuos utilizados diferían en 45 días, en tanto eran de aproximadamente la misma edad respecto del sexo y fenotipo. Los hospedadores fueron criados en el laboratorio, y una vez en el estado adulto se les cortó el segundo par de alas y el extremo membranoso del primer par, marcándolos en el pronoto con esmalte rojo. Fueron liberados en un cantero de 4 m² de *Brassica rapa* L (altamente atractivos para *N. viridula*) y recapturados 6 días más tarde, contándose el número de huevos del parasitoide pegados en cada uno. El número de individuos liberados y recapturados, así como el de réplicas figuran en la Tabla 2.

Resultados

Algunos aspectos de la estructura de la población de N. viridula. Al principio del período de actividad, la población de *N. viridula* está compuesta sólo por adultos post-invernantes. Luego, la densidad de las sucesivas generaciones, así como la proporción de ninfas 4, ninfas 5 y adultos, y el porcentaje de parasitismo por *T. giacomellii* en cada uno, cambian en el tiempo. Sin embargo, el estudio a lo largo de las 26 generaciones, muestra que el esquema de la Figura 1a se repite cada año (Liljestrom 1981, Liljestrom y Bernstein 1990). Respecto de los patrones de coloración de *N. viridula*, existe tanto en ninfas como en adultos una constancia en la dominancia de ciertos fenotipos, aparentemente independiente del sexo. En las primeras, los diseños y colores son complejos, y en general se las divide en formas claras y oscuras (Kobayashi 1959). En promedio, el 90 % de las del 4° estadio son oscuras en tanto el 99 % de las del 5° estadio son claras. Respecto de los adultos se encontraron tres variedades: *smagardula*, *torquata* y *aurantica* (Freeman 1940). La proporción de las dos primeras (la tercera se encontró en cantidades despreciables por lo que no se la consideró en los análisis posteriores) fue la siguiente: *smagardula* 83 % - *torquata* 17 % ($X^2=30.49$; ns; 32 gl).

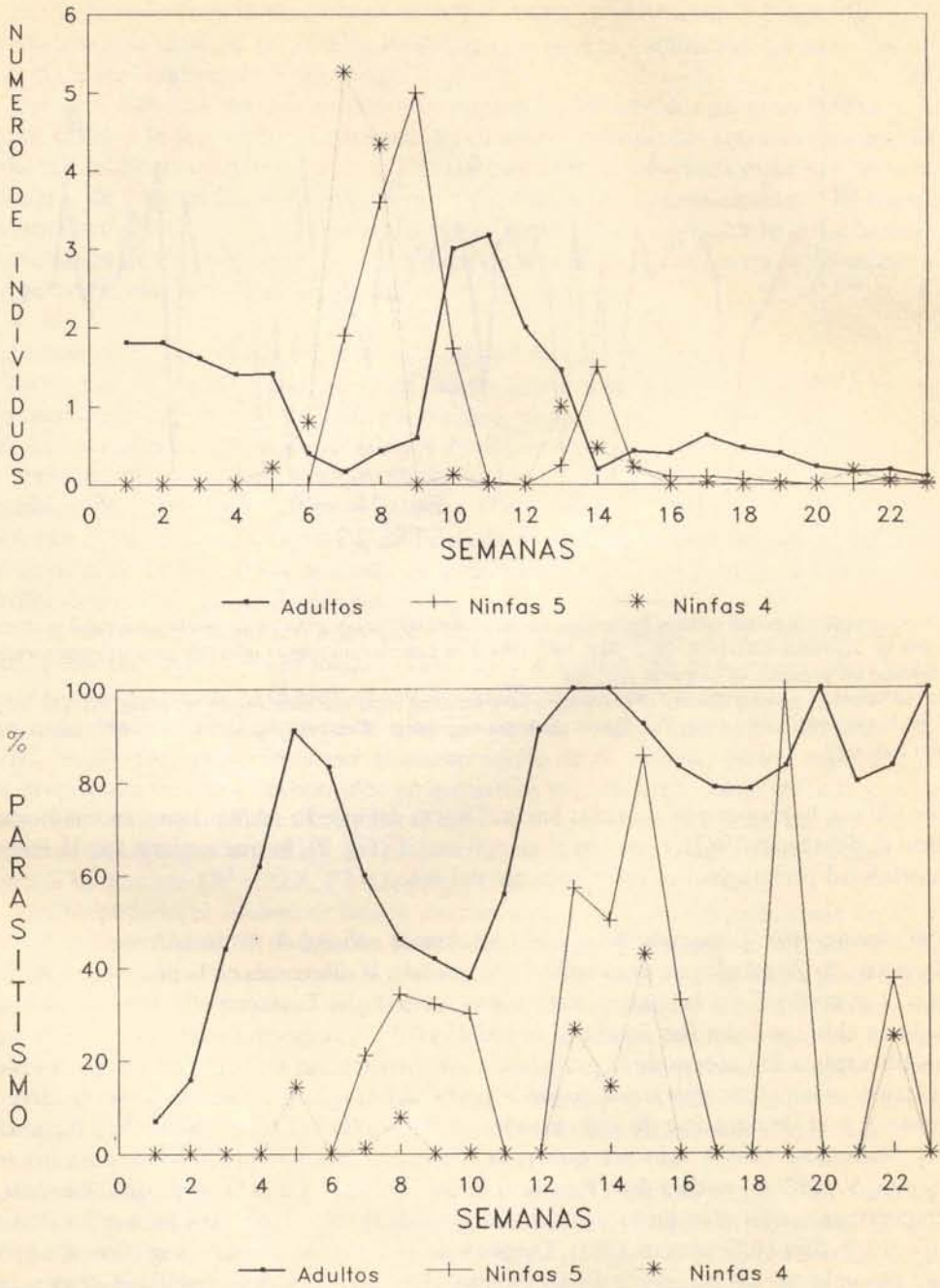


Fig. 1a. (arriba). Variaciones en la densidad de ninfas 4, ninfas 5 y adultos de *N. viridula* durante el período de actividad 1982-1983.

Fig. 1b. (abajo). Parasitismo por *T. giacomellii* sobre los estados de desarrollo mencionados, en porcentaje.

Fig. 1a. (top). Variations of 4th and 5th instars nymphs and *N. viridula* adults during the activity period 1982-1983.

Fig. 1b. (bottom). Parasitism by *T. giacomellii* (%) of the developmental stages mentioned above.

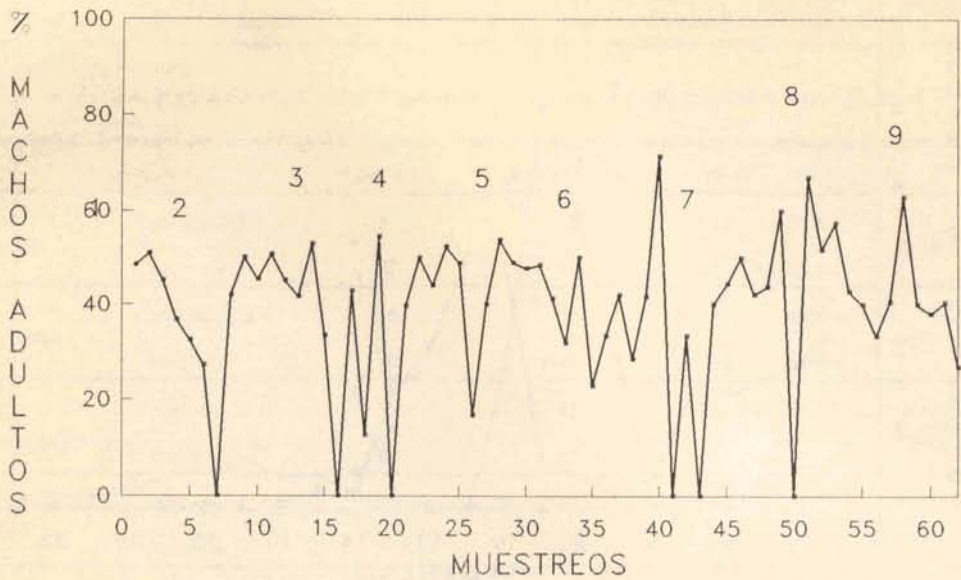


Fig. 2. *N. viridula*: densidad relativa de machos adultos sobrevivientes detectados en muestreos sucesivos durante los períodos de actividad 1981-1982; 1982-1983; 1983-1984. Los números marcan el inicio de generaciones sucesivas, no indicándose los períodos de diapausa invernal.

Fig. 2. *N. viridula*: relative density of surviving adults detected from successive samplings along the activity periods 1981-1982; 1982-1983; 1983-1984. The figures show the beginning of successive generations, and hibernating periods are not indicated.

Por último, la proporción de sexos hacia el inicio del estado adulto, tanto en condiciones de laboratorio (Liljestrom 1983), como en el campo es 1:1 (Fig. 2), lo que sugiere que la intensidad de la mortalidad preimaginal es independiente del sexo.

Beneficio obtenido por T. giacomellii al parasitar distinta calidad de hospedadores

Respecto de los estados de desarrollo de *N. viridula*, la diferencia en la proporción de exuvias de ninfas 4 y ninfas 5 en la que al menos una larva 1 de *T. giacomellii* hubo eclosionado y penetrado en el hospedador fue significativa: 0.6275 y 0.8632, respectivamente ($Z=5.23$; $P<0.001$). Una posible explicación acerca de la probabilidad de penetración de la larva 1 del parasitoide, G , es la relación entre el tiempo transcurrido a partir del ataque y penetración de la larva 1 del parasitoide, t , y el de duración de cada estadio de desarrollo del hospedador, $T_{(i)}$. Respecto del primero, Shahjahan (1968) informa que para *Trichopoa pennipes* (F.) (otro parasitoide casi específico de *N. viridula*) es de 3 días. Respecto de los segundos, y a 21°C (aproximadamente igual a la temperatura media a lo largo del ciclo de actividad) son: $T(4^\circ \text{ estadio})=6.44$ días; $T(5^\circ \text{ estadio})=12.36$ días (Liljestrom 1983). Luego, bajo la hipótesis de que es igualmente probable el ataque en cualquier día de existencia del estadio, $G=(1-t)/T$, y la probabilidad de penetración de la larva 1 del parasitoide sería 0.5342 en ninfas 4 y 0.7573 en ninfas 5, observándose una tendencia similar a los resultados anteriores. Estos procesos, explicarían las diferencias en los beneficios $B_{(i)}$ obtenidos por el parasitoide al atacar ninfas 4, ninfas 5 y adultos: 0.5581, 0.7590, y 0.8410, respectivamente. Respecto del sexo del hospedador adulto, el beneficio $B_{(i)}$ varió según el número de ataques recibidos. Así, el beneficio estimado a partir de individuos con sólo 1 huevo de *T. giacomellii*, fue ligeramente superior en el macho que en la hembra: $B(\text{macho})=0.869\%$; $B(\text{hembra})=0.769\%$ ($Z=2.46$; $P<0.01$). Esto se debería a una mayor capacidad de respuesta del sistema inmunológico de las hembras de *N. viridula* al primer ataque del parasitoide. En cambio, considerando los hospedadores con más de 4 huevos adheridos, se detecta una diferencia significativa en favor de las hembras, tanto respecto de la proporción de huevos de *T. giacomellii* que alcanzan el 3º estadio larval (hembras: 29.06%; machos: 22.16% ($Z=2.40$; $P<0.01$), cuanto

a la proporción de hospedadores a partir de los cuales se obtuvieron 2 pupas viables: hembras: 6.73 %; machos: 1.68 % ($Z=2.525$; $P<0.02$); una posible explicación sería el mayor tamaño corporal de las hembras de *N. viridula*.

Por otro lado, las colectas en el campo efectuadas durante dos generaciones sucesivas de *N. viridula*, reflejan la proporción de hospedadores adultos parasitados con un creciente número de huevos adheridos (variando desde 1 a 23). En este caso, el beneficio estimado considerando la totalidad de hospedadores no muestra diferencias significativas: B(macho)=0.831; B(hembra)=0.850 ($Z=0.54$; n.s.), probablemente como consecuencia, entre otros factores, de una compensación de los procesos más arriba mencionados. Luego, una escala de beneficio de menor a mayor sería: ninfas 4 - ninfas 5 - adultos.

Selectividad de T. giacomellii hacia distinta calidad de hospedadores

Los resultados de los experimentos en el campo, como con individuos en cautiverio, expresados tanto como índice Q, o porcentaje de parasitismo, sugieren que sólo existe selectividad por parte de *T. giacomellii* hacia los distintos estados de desarrollo y sexo del adulto.

Respecto de los estados de desarrollo, el adulto es claramente preferido, y pareciera no existir diferencias entre ninfas de distintos estadios (Tabla 1). Los muestreos en el área de estudio exhibieron un mayor porcentaje de parasitismo en adultos de *N. viridula* que en ninfas (Fig. 1), si bien se debe tener en cuenta que este es acumulativo y existe un progresivo incremento en la duración de cada estado de desarrollo.

Con respecto a la preferencias por el sexo de los adultos de *N. viridula*, los resultados sugieren una preferencia por el macho (Tabla 2). Un análisis independiente realizado a partir de los muestreos semanales en el área de estudio, ratifican el resultado anterior: se detecta un mayor número de huevos de *T. giacomellii* adheridos sobre machos que sobre hembras ($X^2=89.97$; $P<0.05$, 64 gl). Esta preferencia por el macho adulto de *N. viridula*, podría explicar la variación en la proporción de sexos encontrados en muestreos sucesivos a lo largo de cada generación. Al principio, es aproximadamente 1:1, pero al cabo de 3-4 semanas (y a pesar de una expectativa de vida similar (Liljestrom 1983)), la proporción de hembras crece debido a una mortalidad temprana de machos ($X^2=22.8$; $P<0.1$; 14 gl) (Fig. 2).

Los hospedadores adultos no fueron discriminados por parte del parasitoide de acuerdo a su variedad y edad (Tabla 2). Respecto de las dos variedades, el análisis del número de huevos adheridos tanto sobre machos como hembras (considerados separadamente) a partir de muestreos semanales, mostró una ausencia de preferencia por una variedad u otra: X^2 (hembra)=29.06; ns; 36 gl); X^2 (macho)=14.74; ns; 25 gl). Con respecto al factor edad, y como en el anterior, el parasitoide parece no discriminar entre hospedadores adultos jóvenes y viejos (Tabla 2). La diferencia de edad considerada (aproximadamente 45 días), es la máxima diferencia normalmente registrada en el campo entre individuos coexistentes de dos generaciones sucesivas (Liljestrom 1981).

Por último, colectas en el campo realizadas durante Diciembre de 1981 (año en que se observó la densidad más alta en la población de *N. viridula*), permitieron estimar la selectividad de *T. giacomellii* hacia el sexo de ninfas 4 y ninfas 5, y el patrón de coloración de las primeras. En el primer caso, se colectaron 47 ninfas 4 y 115 ninfas 5 parasitadas, y en el laboratorio se criaron separadamente hasta el estado adulto, cuando el sexo fue determinado (39 y 103 individuos, respectivamente). En el segundo caso se colectaron 172 ninfas 4, y en el laboratorio separadas en dos grupos: individuos claros y oscuros. El número de ninfas 4 parasitadas en cada grupo fue luego determinado. La hipótesis nula (ambas calidades de hospedador tienen la misma probabilidad de ser parasitados) se puso a prueba con una distribución normal N (95 % de probabilidad); $N=(0.5 - T)/S^2$; donde T es el número de individuos parasitados de una calidad determinada; $S^2=0.5(1-0.5)/n$; y n es el número de individuos. Los resultados sugieren que no existirían diferencias en la respuesta del parasitoide: 1) Porcentaje de parasitismo de ninfas 4 claras y oscuras: 12.5% y 10.9%, respectivamente ($N=0.186$; ns). 2) Porcentaje de parasitismo en machos y hembras de ninfas 4 y ninfas 5: 48.72% - 51.28% ($N=0.16$; ns) y 51.46% - 48.54% ($N=0.296$; ns), respectivamente.

Luego, con respecto a las calidades de hospedadores testeadas, existiría una escala de susceptibilidad al parasitismo por *T. giacomellii*, que de menor a mayor sería: ninfas 4 y ninfas 5 - hembras adultas - machos adultos.

Discusión

Si bien las experiencias a partir de las cuales se estimó el beneficio obtenido por *T. giacomellii* atacando distintos estados de desarrollo y sexo del adulto de *N. viridula* no pueden considerarse una prueba formal de la teoría del forrajeo óptimo, es remarcable la coincidencia en las escalas de beneficio y selectividad de *T. giacomellii*.

Con respecto a las calidades de hospedadores testeados, los resultados sugieren que existe sólo selectividad por parte de *T. giacomellii* hacia los distintos estados de desarrollo y sexo del adulto de *N. viridula*, independientemente de los patrones de coloración, edad de los adultos, y sexo en la etapa ninfal.

Considerando la ausencia de selectividad hacia hospedadores adultos que difieren en la edad, Shahjahan y Beardsley (1975) demuestran que no existen diferencias en la capacidad de penetración y supervivencia de larvas de *T. pennipes* al atacar adultos jóvenes y viejos de *N. viridula*, a pesar que la cutícula se endurece al envejecer. Por otro lado, en relación a las preferencias de *T. giacomellii* hacia hospedadores que difieren en el estado de desarrollo y sexo del adulto, han sido observadas en otros trichiopodinos parasitoides de *N. viridula* (Shahjahan 1968, Mitchell y Mau 1971, Gastal 1977, Harris y Todd 1980, Buschman and Whitcomb 1980). La liberación de feromonas químicamente diferentes (Pavis y Malosse 1986, Baker et al. 1987, Aldrich et al. 1987) por el macho de *N. viridula* son capaces de atraer tanto a hembras vírgenes y ninfas de la misma especie como a hembras fecundadas de *T. pennipes* (Mitchell y Mau 1971, Harris y Todd 1980). Estas feromonas podrían ser las responsables de una diferente susceptibilidad al parasitismo por *T. pennipes*, similar al obtenido por *T. giacomellii*.

Luego, la distribución de riesgo entre individuos de una población de *N. viridula* que difieren en el estado de desarrollo y sexo, podría ser suficientemente asimétrica y contribuir a la estabilidad observada del sistema *N. viridula* - *T. giacomellii*.

Agradecimientos. El autor agradece a los Drs. N. Sánchez y M. Oesterheld así como a dos revisores anónimos por las sugerencias y críticas aportadas, que contribuyeron a mejorar el trabajo.

Bibliografía

- Aldrich, J., J. Oliver, W. Lusby, J. Kochansky y J. Lockwood. 1987. Pheromones strains of the cosmopolitan pest, *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Exp. Zool.* 244:171-175.
- Bailey, V., A. Nicholson, y E. Williams. 1962. Interaction between hosts and parasites when some host individuals are more difficult to find than others. *J. Theor. Biol.* 3:1-18.
- Baker, R., M. Borges, N. Cooke y R. Herbert. 1987. Identification and synthesis of (Z)-1'S, 3'R,4'S(-)-2(3',4'-epoxy-4'-methylcyclohexyl)-6-methol-hepta-2,5-diene, the sex pheromone of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.). *J. Chem. Soc. Chem. Commun.* 1987:414-416.
- Bernstein, C. 1987. On assessing the role of spatially heterogeneous density independent host mortality on the stability of host parasitoids systems. *Oikos* 49:236-239.
- Buschman, L. y W. Whitcomb. 1980. Parasites of *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) and other Hemiptera in Florida. *Fla. Entomol.* 63:154-168.
- Chesson, P. y W.W. Murdoch. 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127:696-715.
- Cock, M. 1978. The assessment of preference. *J. Anim. Ecol.* 47:805-816.
- Freeman, P. 1940. A contribution to the study of the genus *Nezara* Amyat y Serville (Hemiptera: Pentatomidae). *Trans. R. Ent. Soc.* 90:351-374.
- Gastal, H. 1977. Ocorrencia de *Eutrichopodopsis niens* Blanchard (Diptera: Tachinidae) parasitando *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) no estado do Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Ent.* 21:55-61.

- Harris, V. y J. Todd. 1980. Male mediate aggregation of males, females and fifth instar southern green stink bug, and concomitant attraction of a tachinid parasite: *Trichopoda pennipes*. Entomol. Exp. Appl. 27:117-146.
- Hassell, M. y R. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. J. Anim. Ecol. 42:693-736.
- Hassell, M. y R. May. 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. J. Anim. Ecol. 43:567-594.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the Forage Ratio and Ivlev's electivity index. Oecologia 14:413-417.
- Krebs, J. 1978. Optimal foraging. Decision rules for predators. Págs.23-63. En "Behavioural ecology. An evolutionary approach". J.Krebs y B.Davis (Compiladores). Blackwell Scientific Publications. 494 págs.
- Liljestrom, G. 1981. Algunas consideraciones sobre la dinámica poblacional de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) e interacciones con *Trichopoda giacomellii* (Blanchard 1966) (Diptera:Tachinidae). Neotropica 27:11-16.
- Liljestrom, G. 1983. Algunos aspectos de la demografía de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera:Pentatomidae) en condiciones de laboratorio. Rev. Soc. Ent. Argentina 42:383-396.
- Liljestrom, G. y C. Bernstein. 1990. Density dependence and regulation in the system *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae), host and *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae), parasitoid. Oecologia 84:45-52.
- Mac Arthur, R.W. y E.R. Pianka. 1966. On the optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100:603-309.
- May, R. 1978. Host-parasitoids systems in patchy environments: a phenomenological model. J. Anim. Ecol. 47:833-843.
- Mitchell, W. y R. Mau. 1971. Responses of the females southern green stink bug and its parasite, *Trichopoda pennipes*, to male stink bug pheromones. J. Econ. Ent. 64:856-859.
- Pavis, C. y C. Malosse. 1986. A sex pheromone produced by mature males in the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). C. R. Acad. Sci. Ser. III 303:273-276.
- Shahjahan, M. 1968. Superparasitization of the southern green stink bug by the tachinid parasite *Trichopoda pennipes pilipes* and its effect on the host and parasite survival. J. Econ. Ent. 61:1088-1091.
- Shahjahan, M. y J. Beardsley. 1975. Eggs viability and larval penetration in *Trichopoda pennipes pilipes* Fabricius (Diptera: Tachinidae). Proc. Haw. Ent. Soc. 22:133-136.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1979. Métodos estadísticos. Compañía Editorial Continental,S.A., Mexico. 703 pags.